ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 91

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *З. Ю. Иванова* и *М. В. Капелюшина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 4: 19.04.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 25.04.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.9. Уч.-изд. л. 18.3. Тираж 425 экз. Тип. зак. № 209. С 81

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2006 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2006 г.

УДК 581.9

© Р. В. Камелин

МАТЕРИАЛЫ К АНАЛИЗУ ФЛОРЫ КАВКАЗА. О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СОСТАВА ФЛОРЫ КАВКАЗА И ИХ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ИСТОРИИ ФЛОРЫ ЭТОЙ СТРАНЫ

R. V. KAMELIN. DATA TO THE ANALYSIS OF THE CAUCASUS FLORA. SOME PECULIARITIES IN THE COMPOSITION OF THE CAUCASUS FLORA AND THEIR IMPORTANCE FOR THE UNDERSTANDING OF THE HISTORY OF THIS COUNTRY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.01.2006

Показано, что в составе флоры Кавказа отсутствуют многие широко распространенные виды, обычные в соседних странах (в том числе из примерно 150 родов сосудистых растений, также не представленных на Кавказе). Это виды, различные по экологии и фитоценотической приуроченности. В связи с этим обсуждаются проблемы плейстоценовой истории флор равнин Восточной Европы и Кавказа (с Закавказьем), становления степной флоры этих территорий. В плейстоцене связи высокогорных флор Кавказа с перигляциальными флорами Восточной Европы отсутствовали, связи лесных флор были минимальными. На Кавказ не проникали и важнейшие элементы «плейстоценовой лесостепи урало-сибирского типа». Плейстоценовая история степей Восточной Европы и Кавказа тоже была резко различной. Становление степей Закавказья и Передней Азии до Копетдага произошло, по-видимому, в акчагыле, а более поздних связей со степями Восточной Европы уже не было.

Ключевые слова: флора Кавказа и Закавказья, отсутствие многих широко распространенных в соседних странах родов («аномалия отсутствия»), история флоры (плиоцен-плейстоцен), возраст степной флоры Передней Азии.

Обычно для анализа состава флор в географии растений используются лишь положительные характеристики состава флор — факты наличия того или иного таксона во флоре. Отсутствие того или иного таксона (таксонов) — отрицательные черты флоры (или «лакуны», «аномалии отсутствия») обсуждаются крайне редко (даже при сравнительном анализе флор друг с другом). И это вполне понятно по ряду объективных причин (все флоры в общем недонасыщены, и это один из постулатов теории флорогенеза, недонасыщенность их связана как с характеристиками природной среды обитания растений на территориях, занятых той или иной флорой, так и с факторами «случайности» расселения видов в ареале, которые, прежде всего, характеризуют биотическую среду территории обитания — взаимоотношения видов растений друг с другом и с другими компонентами биоты: микроорганизмами, грибами, животными; структуру ценотической среды: набор ценозов, сукцессионные ряды, иерархию ценотических систем).

Но все же и отрицательные черты состава флор, особенно на больших территориях с очень большим разнообразием ландшафтов и контрастной сменой их на больших площадях, могут выявлять очень важные черты генезиса флор. Более 30 лет назад я попытался в полном объеме показать отрицательные черты состава флоры горной Средней Азии. Факты отсутствия ряда родов растений в этой стране были известны и ранее, но объяснения им, в сущности, не было. В полном же объеме взятые, эти факты позволили мне уверенно утверждать, что состав третичных флор горной Средней Азии был существенно более термофильным (субтропико-тропическим) и устойчиво автохтонно развивался на этой основе, вплоть до рубежа плейстоцена, когда и исчезла бóльшая часть ныне отсутствующих родов (Камелин, 1967).

Для анализа состава флоры Кавказа в сравнении с Восточной Европой отрицательные черты состава флоры Кавказа подчеркивал особо М. Г. Попов (1949). Его работа по составу и анализу флоры Карпат буквально обрывается на полуслове именно при обсуждении состава флоры Кавказа (а не Карпат!). Возможно, что она была не закончена и в рукописи, но возможно, что заключение было снято редактором (а им был, конечно, С. Ю. Липшиц, благодаря которому она и была опубликована вообще).

В этой работе в разных ее разделах М. Г. Попов в общей сложности приводит не менее полусотни примеров отсутствия на Кавказе различных групп (в том числе около двух десятков родов). Кроме того, он дает довольно длинные списки (около 100 видов) лесных растений, обитающих в Восточной Европе, но отсутствующих на Кавказе. Списки эти разбиты на 3 группы: среднеевропейские, таежные (восточные) и бореальные таежные (широко распространенные в Европе) виды. На деле, списки эти включают и боровые, и болотные, и луговые, и лугостепные виды, часть видов там характеризуется не вполне точно (сам Попов пишет, что ему не хватало литературы). Более того, на основании этих данных М. Г. Попов предположил, что по распространению (или отсутствию) вида на Кавказе мы можем получить метод, позволяющий судить, был ли тот или иной вид на равнинах Восточной Европы в доледниковое время и в период максимального оледенения (мне кажется, как я отмечал ранее, что этого метода мы по наборам видов у М. Г. Попова не получили).

Но работа М. Г. Попова была основана также и на работе С. Кульчинского (Kulczynski, 1924), с которой он полемизировал. А в этой работе тоже немало фактов отсутствия на Кавказе не только видов растений, известных в Центральной и Восточной Европе, но и целых комплексов их. Именно Кульчинский впервые подчеркнул, что на Кавказе в высокогорьях нет в отличие от Пиренеев и Альп ледниковых реликтов. Поскольку работу Кульчинского затем прекрасно проработал Ан. А. Федоров, анализировавший состав высокогорных флор Кавказа, он не мог также не обратить внимание на очевидные факты отсутствия собственно арктоальпийских растений на Кавказе и не присоединиться к точке зрения Кульчинского на малую роль собственно плейстоценового проникновения бореальных видов на Кавказ (Федоров, 1952). В своей работе по нагорно-азиатским элементам во флоре Кавказа я тоже привел некоторое число примеров отсутствия на Кавказе важных бореальных групп (Камелин, 1998). Но все же ни у М. Г. Попова, ни тем более у меня не было полного представления о масштабах отсутствия тех или иных элементов флоры на Кавказе. В данной работе мне как раз и хотелось бы показать, по возможности, более полно именно всю совокупность фактов «отсутствия». Разумеется, что я во многом следую за моими выдающимися предшественниками, в чем-то их исправляя или дополняя. Сначала я даю довольно длинные списки родов растений, виды которых широко распространены в Евразии или Голарктике, в Европе (или даже только в Центральной Европе), или обходят Кавказ с юга, или являются элементами Туранской флоры, но почему-то не встречаются на Кавказе. Значительная часть их есть на Урале (а те, что отсутствуют на Урале, отмечены особо). Кроме того, в список вошли роды, эндемичные для Степной провинции, которые иногда достигают Предкавказья, но на Кавказе не встречаются.

I. *Важнейшие широко распространенные роды, отсутствующие на Кавказе, но встречающиеся преимущественно севернее его*

Pinaceae: *Larix* Hill.; ***Betulaceae***: *Duschekia* Opiz.; ***Araceae***: *Calla* L.; ***Boraginaceae***: *Hackelia* Opiz. s. str., *Mertensia* Roth (нет на Урале); ***Campanulaceae***: *Adenophora* Fisch.; ***Caryophyllaceae***: *Gastrolychnis* Reichenb., *Lychnis* L., *Pseudostellaria* Pax (нет на Урале); ***Compositae***: *Arnica* L., *Cacalia* L., *Dendranthema* Des Moul., *Leontopodium* R. Br. (нет на Урале), *Ligularia* Cass. s. str., *Phalacrachaena* Iljin (степи), *Youngia* Cass. (incl. *Askellia* W. A. Weber) (нет на Урале); ***Crassulaceae***: *Orostachys* Fisch., *Pseudosedum* Berger, *Rhodiola* L.; ***Cruciferae***: *Braya* Sternb. et Hoppe, *Cardaminopsis* Hayek, *Eutrema* R. Br., *Megacarpaea* DC. (нет на Урале), *Neuroloma* Andrz., *Schivereckia* Andrz., *Tauscheria* Fisch. ex DC., *Thellungiella* O. Schulz; ***Ericaceae***: *Andromeda* L., *Arctous* Niedenzu, *Loiseleuria* Desv., *Calluna* Salisb., *Chamaedaphne* Moench, *Ledum* L., *Oxycoccus* Hill; ***Gentianaceae***: *Halenia* Borkh.; ***Gramineae***: *Arctagrostis* Griseb., *Coleanthus* Seidel, *Schizachne* Hack.; ***Isoëtaceae***: *Isoëtes* L.; ***Leguminosae***: *Calophaca* Fisch. ex DC. (есть в Предкавказье), *Thermopsis* R. Br.; ***Liliaceae*** s. l.: *Hemerocallis* L. (нет на Урале), *Smilacina* Desf. (нет на Урале), *Streptopus* Michx. (нет на Урале), *Zigadenus* A. Gray; ***Lythraceae***: *Middendorfia* Trautv. (степи); ***Oleaceae***: *Syringa* L. (нет на Урале); ***Orchidaceae***: *Calypso* Salisb., *Liparis* Rich., *Malaxis* Soland. ex Sw., *Neottianthe* Schlecht.; ***Polemoniaceae***: *Phlox* L.; ***Polygonaceae***: *Koenigia* L.; ***Primulaceae***: *Cortusa* L., *Naumburgia* Moench, *Trientalis* L.; ***Pyrolaceae***: *Chimaphila* Pursh; ***Ranunculaceae***: *Atragene* L., *Callianthemum* C. A. Mey. (нет на Урале), *Cimicifuga* Wern. (нет на Урале), *Eranthis* Hill s. l. (нет на Урале), *Halerpestes* Greene, *Hepatica* L. (нет на Урале, но собиралась на Каме), *Oxygraphis* Bunge; ***Rosaceae***: *Chamaerhodos* Bunge, *Sibiraea* Maxim. (нет на Урале), *Waldsteinia* Willd. (нет на Урале); ***Scrophulariaceae***: *Castilleja* L. f., *Cymbochasma* Klok. et Zoz (степи); ***Umbelliferae***: *Aulacospermum* Ledeb., *Cenolophium* Koch, *Conioselinum* Hoffm., *Kitagawia* M. Pimen. (нет на Урале), *Kadenia* Lavrova et V. Tichom., *Pachypleurum* Ledeb., *Pleurospermum* Hoffm., *Selinum* L. s. str., *Thyselium* Raf. (*Calestania* K.-Pol.); ***Valerianaceae***: *Patrinia* Juss.

В этот список не включены довольно многочисленные арктомонтанные роды, которые в Европе представлены только в Арктике, но все же и 80 выше перечисленных родов — это очень немало. Первопричина тому — длительное островное (или полуостровное) развитие Кавказа.

Для целей нашей работы необходимо также указать важнейшие европейские (широко распространенные) и европейско-переднеазиатские роды, отсутствующие на Кавказе.

II. *Важнейшие европейские, евро-средиземноморские, евро-переднеазиатские роды, отсутствующие на Кавказе*

Campanulaceae: *Phyteuma* L., *Jasione* L.; ***Compositae***: *Aposeris* Cass., *Homogyne* Cass.; ***Cruciferae***: *Lunaria* L.; ***Ericaceae***: *Rhodothamnus* Reichenb. (ЮВ Альпы—СВ Турция), *Bruckenthalia* Reichenb. (Карпаты—Балканы— до СВ Турции); ***Labiatae***: *Melittis* L.; ***Liliaceae*** s. l.: *Paradisea* Bertol. (Ю Европа—ЮЗ Китай); ***Loranthaceae***: *Loranthus* Jacq. s. str.; ***Orchidaceae***: *Nigritella* Rich.; ***Primulaceae***: *Soldanella* L., *Vitaliana* Sesler; ***Ranunculaceae***: *Isopyrum* L.; ***Scrophulariaceae***: *Wulfenia* Jacq. (после дизъюнкций — в Гималаях), *Erinus* L.

16 родов, перечисленных выше, — далеко не все роды, отличающие собственно Европу от Кавказа. Есть немало эндемичных центрально-южноевропейских, иберийских и балканских родов, и их рассмотрение тоже вполне оправдано. Вся Южная Европа — переходная территория между собственно борео-неморальной Европой и Средиземноморьем, но ведь и Кавказ — это тоже страна на рубежах между Бореальной и Степной Европой и частью Древнего Средиземья — Передней Азией. Однако я взял здесь примеры лишь более широко распространенных родов. Нельзя не обозначить, хотя бы частично, и то значительное количество родов, которые обходят Кавказ с юга, причем нередко очень близко от границ Кавказа. Я выбрал из их числа лишь те роды, которые имеются в Средней Азии (но также и в Иране, и Восточной Турции).

III. *Широко распространенные роды с ареалом, охватывающим Кавказ с юга, представленные в Средней Азии, но отсутствующие на Кавказе*

Amaryllidaceae: *Ungernia* Bunge; ***Boraginaceae***: *Gastrocotyle* Bunge, *Lindelofia* Lehm., *Trachelanthus* Kunze, *Trichodesma* R. Br.; ***Compositae***: *Codonocephalum* Fenzl, *Gymnarrhena* Desf., *Karelinia* Less., *Limbarda* Adans., *Perplexia* Iljin, *Phagnalon* Cass., *Schumeria* Iljin, *Thevenotia* DC., *Uechtritzia* Fenzl, *Varthemia* DC.; ***Cruciferae***: *Chalcanthus* Boiss., *Graellsia* Boiss. s. l., *Peltaria* Jacq., *Stroganovia* Kar. et Kir.; ***Iridaceae***: *Gynandriris* Pall.; ***Juglandaceae***: (*Juglans* L. — на Кавказе, даже в Талыше — только наследие культуры); ***Labiatae***: *Hypogomphia* Bunge, *Lagochilus* Bunge, *Otostegia* Benth., *Perovskia* Karel., *Thuspeinantha* Dur.; ***Leguminosae***: *Chesneya* Lindl.; ***Liliaceae***: s. l.: *Dipcadi* Medik.; ***Morinaceae***: *Morina* L.; ***Orchidaceae***: *Eulophia* R. Br. ex Lind., *Zeuxine* Lindl.; ***Primulaceae***: *Dionysia* Fenzl; ***Rosaceae***: *Hulthemia* Dum., *Orthurus* Juz.; ***Scrophulariaceae***: *Dopatrium* Buch.-Ham.; ***Umbelliferae***: *Astomaea* Reichenb., *Elaeosticta* Fenzl. s. str., *Neoplatytaenia* Geldykh.; ***Vitaceae: Ampelopsis*** Michx.

Часть этих родов еще раз свидетельствует об очень небольшой роли в современной флоре Кавказа тропических элементов (здесь нет и *Trichodesma*, *Otostegia*, *Dipcadi*, *Zeuxine*). Часть родов имеет широкие ареалы (нередко с дизъюнкциями) от Северной Африки или Восточного Средиземноморья до пригималайских стран, и это не только аридные типы. Очень важную группу представляют роды, ареалы которых, обычно с дизъюнкциями, связуют горы Курдистана и Загроса и Средней Азии (*Trachelanthus*, *Codonocephalum*, *Schumeria*, *Chalcanthus*). Они наряду с многочисленными эндемичными для Курдистана и ЮЗ Ирана родами подчеркивают значительное отличие (Курдистано-) Загросской провинции от Атропатенской. Значительная часть родов — экстремоаридные (*Gastrocotyle*, *Gymnarrhena*, *Thuspeinantha*, *Hulthemia*). Однако ниже я специально выделяю еще и ряд важных туранских и ирано-туранских родов, не представленных на Кавказе, хотя здесь и есть настоящие участки Туранских пустынь.

IV. *Преимущественно (или строго-) туранские и ирано-туранские роды, не представленные на Кавказе*

Chenopodiaceae: *Girgensohnia* Bunge, *Halocharis* Moq., *Haloxylon* Bunge, *Hammada* Iljin, *Horaninovia* Fisch. et Mey., *Londesia* Fisch. et Mey., *Nanophyton* Less., *Ofaiston* Raf.; ***Cruciferae***: *Chartoloma* Bunge, *Cithareloma* Bunge, *Lachnoloma* Bunge; ***Leguminosae***: *Ammodendron* Fisch., *Ammothamnus* Bunge; ***Labiatae***: *Chamaesphacos* Bunge. Эти примеры можно умножить.

Есть еще 2 рода, состав видов в которых, да и точный ареал их, не вполне ясен. Это род *Brachyactis* Ledeb. (*Compositae — Astereae*), с ареалом от Южного Предуралья до Маньчжурии и Западных Гималаев, а затем — в западной части Северной Америки (3—4 вида этого рода — солонцевато-лугостепные и горно-степные типы).

И это род *Eversmannia* Bunge (*Leguminosae — Hedysareae*), основной вид которого растет от Подуральского плато и Тургая до Прибалхашья и Сырдарьинского Каратау, а описанные из более южных районов Средней Азии и Ирана расы, возможно, все составляют еще один вид. Северный вид рода был указан по сборам и с Апшеронского п-ова, но не повторен более ни одним сбором.

Всего в списках около 150 родов, и, несомненно, это весьма важный материал для обсуждения истории растительного покрова Кавказа. Подчеркну еще раз, что столь значительное число родов, обходящих Кавказ, в первую очередь объясняется длительным развитием Кавказа как островной или полуостровной территории.

Попробуем далее рассмотреть значение этих (а также дополняющих их других) фактов для понимания состава парциальных флор высотных ступеней Кавказа.

1. Как известно, высокогорная флора Кавказа характеризуется высоким эндемизмом и почтенным возрастом многих развитых здесь групп. «Основа флоры Кавказа вообще и его высокогорной флоры — весьма ярко выраженная третичная и... автохтонная» (Федоров, 1952). Ан. Федоров особенно ярко показал, что в высокогорной флоре Кавказа исключительно высокую роль играют древние реликтовые типы, причем ряд их образует реликтовые ценозы и особые формации. Он подчеркивал, что высокогорная флора Кавказа, особенно западной его части, не менее реликтова, чем флора Колхидского леса (я думаю, что она даже составлена значительно более древними типами!). Такова, например, описанная еще А. А. Колаковским (1937) формация *Geum speciosum* Albov (ныне — *Woronovia speciosa* (Albov) Juz. — вид эндемичного монотипного рода), где важную роль играет *Carex pontica* Albov (эндемичный абхазско-лазистанский вид из секции, где все остальные виды развиты от Гималаев до Японии, но особенно в ЮЗ Китае и тропиках ЮВ Азии и Новой Гвинеи: Егорова, 1999). *C. pontica* входит и в ценозы субальпийских криволесий (шкэриани) с господством *Quercus pontica* C. Koch (вид столь же обособленный во флоре Кавказа с ближайшим родичем в Южных (Восточных) Гималах — ЮЗ Китае и Индокитае — *Q. griffithii* Hook. f. et Thoms.: Меницкий, 1984). Но в ценозах *Woronovia speciosa* растут и *Chymsidia agasylloides* (Albov) Albov, *Sredinskya grandis* (Trautv.) Fed. (виды монотипных эндемичных родов), а также замечательные эндемичные виды *Astrantia pontica* Albov, *Omphalodes loikae* Somm. et Lev., *Narthecium balansae* Briq. и др. Таковы и ценозы колхидского субальпийского высокотравья, впервые описанные П. С. Панютиным (1939) и детально изученные Р. И. Гагнидзе (1974). Очень оригинальны петрофитные и осыпные сообщества высокогорной восточной части Большого Кавказа, Дагестана и Южной Армении. Эндемичные монотипные роды *Trigonocaryum* (*T. involucratum* (Stev.) Kuzn.), *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey) Rupr., *Psevdobetckea* (*P. caucasica* (Boiss.) Lincz.) и очень обособленный *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey. — свойственны Большому Кавказу, яркие эндемичные виды кавказ-переднеазиатских родов — *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed., *Physoptychis caspica* (Habl.) V. Botcz. — большей части высокогорий Восточного и Южного Закавказья. Оригинальны и альпийские ковры Кавказа. Во всех высокогорных ценозах много эндемичных видов *Campanula*, *Saxifraga*, оригинальных типов *Potentilla* (в том числе из подрода *Fragariastrum*), *Alchemilla*, *Chamaemēlum* и мн. др.

Еще Ан. А. Федоров убедительно показывал резкое различие западных и восточных высокогорий. На новых материалах обсуждал различие западных и восточных территорий Кавказа в связи с проблемами флористического районирования его А. П. Хохряков (1991). Хохряков (увы, уже ушедший из жизни) не цитировал в своей статье именно важнейшую работу Ан. Федорова (1952), но он исключительно оригинально, как и во всех своих публикациях последних лет жизни, развивал те же идеи, что были эскизно намечены в работе Федорова, и в частности дал новейший список эндемичных родов флоры Кавказа.

Высокогорная флора Кавказа всегда была и объектом при обсуждении сложнейших проблем возраста бореальных элементов во флоре Кавказа. Я попытался показать различные подходы к этой проблеме в специальной статье по нагорно-азиатским элементам флоры Кавказа (Камелин, 1996).

На этих, частью ранее совершенно не обсуждавшихся элементах флоры Кавказа я старался подчеркнуть, что вся сумма данных по составу флоры Кавказа свидетельствует, скорее, о третичном возрасте большинства бореальных в широком смысле элементов этой флоры, а значит и независимости развития флоры Кавказа в плейстоцене от более северных территорий, как это утверждали С. Кульчинский (Kulczynski, 1924), Ан. Федоров (1942, 1952), а в известной мере и А. Л. Тахтаджян (1946). В то же время я обсудил и гипотезу Е. М. Лавренко о преимущественно восточном пути обогащения Кавказа бореальными видами.

Совершенно определенно подтверждают идеи Кульчинского и Федорова и замечательные факты отсутствия на Кавказе многих арктомонтанных (или арктоальпийских для Европы) видов. Да, действительно, на Кавказе есть особый вид рода *Dryas* — скорее, гибридогенный *D. caucasica* Juz., который неоднократно привлекался в обсуждение проблемы бореальных элементов флоры Кавказа. Но ведь на Кавказе нет ни одного арктомонтанного (да и монтанного!) вида из таких различных родов, как *Gastrolychnis*, *Braya*, *Eutrema*, *Neuroloma* (*nudicaule*), *Oxygraphis*, *Koenigia*, *Rhodiola*, *Arctous*. Здесь нет ни одного арктомонтанного вида из многих преимущественно арктических или гипоарктических родов злаков (даже из рода *Arctagrostis*, наиболее частого в горах Южной Сибири, или *Pleuropogon sabinii*, который есть на Полярном Урале, но и Алтае). Здесь нет ни одного вида *Papaver* из богатейшей секции *Scapiflora* (Арктика, но на юге — до Пиренеев, Средних Апеннин, Греции, Средней Азии и Гималаев, гор Центральной Азии и Северного Китая). Здесь нет ни одного вида кустарничковых ив из подрода *Chamaetia*, столь богато представленного в Арктике и южных горах Евразии (и это уже давно подчеркивал А. К. Скворцов (1966, 1968)). Здесь нет *Bartsia alpina* L., *Cardamine bellidifolia* L. (но и близкого европейского *C. alpina* L.).

На Кавказе богато развит род *Saxifraga* (до 34—35 видов), и из них лишь *S. adscendens* L. к северу идет до гор Скандинавии, но не в Арктику. Да и этот заход вполне понятен, ведь *S. adscendens* — вид родства *S. tridactylites* L., а это евродревнесредиземноморская группа. Но здесь нет ни *Saxifraga oppositifolia* L., ни *S. nivalis* L., *S. stellaris* L., *S. aizoides* L. (в Европе — до Средних Апеннин!). Род *Draba* на Кавказе представлен не менее чем 22 видами (здесь много эндемичных видов), но ни одного арктомонтанного вида здесь нет. (В Карпатах и Альпах, однако, есть *D. fladnizensis* Wulf., а ведь эндемиков там не меньше!) Конечно, частично это связано с тем, что на Кавказе многие группы, в которых есть арктомонтанные виды, развивались оригинально, давая местные расы. Яркий пример тому в роде *Chamaenerion* Hill. На Кавказе нет *C. latifolium* (L.) Fries et Lange (арктомонтанный вид), но есть евро-кавказский *C. dodonaei* (Vill.) Kost. и переднеазиатская раса *C. caucasicum* (Hausskn.) Sosn.

Однако при том, что на Кавказе развиты многие группы, общие с высокогорьями Центральной и Южной Европы, все же и таких настоящих альпийских типов, как *Soldanella*, *Homogyne*, *Carex curvula* All. (особая секция) здесь нет. Очень важно, что на Кавказе нет ни одного вида рода *Callianthemum* C. A. Mey. Этот род с

2 видами в горах Европы и 3—4 в горах Сибири, Монголии и Средней Азии — тип осыпный (хазмофит) и россыпный, совершенно не заходящий в Арктику (и отсутствующий на Урале!). По этим особенностям ареала (но не по общему ареалу и экологии видов) *Callianthemum* напоминает род *Leontopodium* R. Br. (2 вида в Европе: *L. nivale* DC. — в Апеннинах и очень полиморфный *L. alpinum* Cass. — Пиренеи, Альпы, Карпаты, Балканы до Албании и Пирина в южной Болгарии), но всего в роде *Leontopodium* более 45 видов, в Азии — от Алтая и района Анадыря до тропических районов Индии, Северной Бирмы, Юго-Западного Китая.

Все вышесказанное свидетельствует, в первую очередь, о резких различиях истории горных флор Центральной (но и Южной) Европы и Кавказа (в первую очередь, в плейстоцене). Различия эти подкрепляются и важными фактами по составу гидрофильной фракции флоры Кавказа, луговых и торфяно-болотных видов. Еще А. А. Гроссгейм (1948) подчеркивал, что Кавказ обрамлен особенно с севера, но и на востоке крупными болотно-плавневыми массивами низовой Кубани (ныне сильно изменены), Терека и Сулака (а в промежутке еще и Манычской системы), Куро-Араксинской и Ленкоранской низменностей, а также и на западе Колхиды (ныне тоже сильно измененными). Куро-Араксинские и частью Северо-Ленкоранские массивы частично подсолены и весьма своеобразны. Достаточно своеобразными были и болотно-озерные образования среди лапино-ольшанниковых пойменных лесов Колхиды. Участие, во-первых, лотоса *Kosteletzkya pentacarpa* (L.) Ledeb., во-вторых — *Osmunda regalis* L., *Hibiscus ponticus* Rupr., *Rhamphicarpa medwedewii* Albov подчеркнуто свидетельствует об их южном (почти субтропическом) типе. В то же время в разных районах Кавказа и Закавказья немало и настоящих торфяников (площадь которых, как правило, невелика), а также ключевых болот (сазов, аналогичных среднеазиатским). Особенно важно, что торфяники есть и на низменных равнинах Колхиды и в среднегорьях (например, Малого Кавказа, Месхети, Джавахетии), и в высокогорьях (особенно центральной части Большого Кавказа). На различных массивах торфяников Кавказа есть немало и специфических торфяно-болотных видов, хотя в целом на Кавказе они редки. Это и *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds., и *Scheuchzeria palustris* L., и *Rhynchospora alba* (L.) Vahl (но и *Rh. caucasica* Palla), и *Eriophorum latifolium* Hoppe, *E. vaginatum* L., *E. polystachium* L., а также *Comarum palustre* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Veronica scutellata* L., в горах *Saxifraga hirculus* L. и другие, а также до полутора десятка видов *Sphagnum*. Но в то же время на Кавказе нет *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L., *Oxycoccus palustris* Pers. (и *O. microcarpus* Turcz. ex Rupr.), нет *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Rubus chamaemorus* L., *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit., *Castillea pallida* (L.) Spreng., нет и таких важных северных типов, как *Calla palustris* L., *Spiranthes amoena* (M. Bieb.) Spreng. (есть южно-европейский *S. spiralis* (L.) Chevall.!) и др. При большом богатстве осок, в том числе из многих бореальных групп, что хорошо было показано еще В. И. Кречетовичем (1941), на Кавказе все же нет родства *Carex dioica* L. (sect. *Physoglochin* Dum.).

Нет на Кавказе и таких бореальных гигрофитных типов, как *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel, *Coenolophium denudatum* (Horn.) Tutin, *Thyselium palustre* (L.) Raf., нет видов рода *Isoëtes*.

Подобные по разнообразию типов «аномалии отсутствия», несомненно, более соответствуют резким отличиям флоры Кавказа от северных районов Восточной Европы еще в неогене и в совокупности своей еще раз свидетельствуют о том, что в плейстоцене это различие флор крупных регионов (борео-неморальной Европы в целом и Кавказа) сохранялось (и миграционные пути с севера были явно затруднены в секторе Кавказа). Да иначе мы бы и не имели столь высоко оригинальной современной флоры, причем на стыке таких различных регионов, как мы наблюдаем это на Кавказе.

2. Подобные же, хотя и меньшие по размаху, «аномалии отсутствия» наблюдаем мы в луговой, чернево-таежной (и вообще пратаежной) и даже в неморально-лесной фракциях флоры Кавказа.

К характерным луговым (реже лугово-степным или лугово-низинноболотным) видам, отсутствующим на Кавказе, относятся *Thalictrum lucidum* L., *T. petaloideum* L., *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. Tikhom., *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Anagallidium dichotomum* (L.) Griseb., *Arnica montana* L., *Ligularia sibirica* (L.) Cass. s. l. (incl. *L. lydiae* Minder.), *L. glauca* (L.) Hoffm. (нет всего родства *L. macrophylla* (Ledeb.) DC., а это до 7 видов — от Карпат до Южной Сибири и Гималаев). Крупный род *Ligularia* s. l. представлен на Кавказе лишь особой группой, которая выделяется ныне как род *Dolichorrhiza* Galuschko (и положение которой в родстве *Senecio* пока не ясно, но группа эта субэндемична для Кавказа). Как это ни странно, но на Кавказе нет и *Dianthus superbus* L.

Пратаежные элементы флоры Кавказа также часто привлекаются для демонстрации бореального влияния во флоре Кавказа. Оба эдификатора темнохвойных лесов Кавказа *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach и *Picea orientalis* (L.) Link, однако, совершенно не родственны северным видам. Родство пихты малоазиатское (и более отдаленно балканское и центрально-южноевропейское), а восточной ели вообще не ясное (относительно близка к ней лишь *Picea brachytyla* (Franch.) Pritz. (ЮВ Китай — С. Бирма), но по шишкам и по срезу хвоинок они довольно резко отличаются). Тем не менее в темнохвойных лесах Кавказа немало не только пратаежных элементов (виды *Lycopodium*, *Cystopteris*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Phegopteris*, *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Asperula odorata* L., *Oxalis acetosella* L., *Daphne mezereum* L. и др.), но и настоящих таежных — *Linnaea borealis* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Circaea alpina* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, а также, например, *Agrostis clavata* Trin. и даже *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. (крайне западные в Евразии участки дизъюнктивного ареала). Но в то же время, как я уже подчеркивал ранее, на Кавказе нет кедровой сосны (и вообще набор темнохвойных пород здесь значительно меньший, чем в Южной Европе, ведь здесь нет *Pinus peuce* Griseb., *P. uncinata* Mill. и *P. mugo* Turra), нет *Sambucus racemosa* L., *Spiraea media* F. Schmidt, *S. ulmifolia* (L.) Scop. (последнего нет и на Урале). Нет здесь и характерных таежных папоротников (*Allantodia crenata* (Turcz. ex Sommerf.) Ching = *Diplazium sibiricum* (Turcz.) Kurata, *Gymnocarpium continentale* (Petrov) Pojark.), нет *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Schizachne callosa* (Turcz.) Ohwi, типа *Saxifraga aestivales* Fisch. et Mey. — *S. punctata* L., *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. и даже *Trientalis europaea* L. Наконец, на Кавказе нет и видов родов *Streptopus* и *Smilacina* (как и на Урале!). Вообще, набор видов таких родов, как *Spiraea* и *Saussurea*, на Кавказе удивительно беден (кроме таежного *Spiraea media*, нет и петрофильных типов *Spiraea decumbens* Koch, *S. hacquetii* Fenzl et Koch — *S. baldschuanica* B. Fedtsch., но и *S. trilobata* L. — grex.). В роде же *Saussurea* на Кавказе представлена лишь *S. salsa* (Pall.) Spreng., в то время как в Центральной Европе — 6 видов (из них 5 — эндемиков). Группа горных *S. pygmaea* (Jacq.) Sprengel — *S. schanginiana* (Wydl.) Fisch. и их родство — отсутствует и на Урале, группа *S. discolor* (Willd.) DC. (incl. *S. lapathifolia* (L.) Beck) — *S. controversa* DC. (Урал—Сибирь) и агрегат *S. alpina* (L.) DC. (луговой, лугово-болотный и на востоке кобрезиево-горнолуго-степной) обходят Кавказ с севера.

Еще удивительней, что Кавказ обходит большое число неморальных (разной экологии и ценотической приуроченности) и квазибореальных видов. Казалось бы, что уж на Кавказе (прежде всего на Северном) богатейшие возможности для закрепления неморальных видов, свойственных центрально- и восточно-европейским неморальным лесам. Но ведь здесь нет *Hepatica nobilis* L. (притихоокеанский аналог *H. asiatica* Nakai), типа *Anemone nemorosa* L. — *A. altaica* Fisch. ex C. A. Mey., *Corydalis cava* (L.) Schweig. et Koerte s. str., нет ни типа *Waldsteinia geoides* Willd. (Центр. Европа до Прикарпатья), ни типа *W. trifolia* Rochel (Карпаты) — *W. ternata* (Steph.) Fritsch (Вост. Сибирь — север Вост. Азии), нет видов рода *Eranthis* (*E. hiemalis* L. — Европа, главным образом Центральная, *E. longistipitata* Regel — Средняя Азия, *E. sibirica* Maxim. — Вост. Сибирь и др.), нет *Lonicera* типа *L. alpigena* L. — *L. heterophylla* Decne (incl. *L. karelinii* Bunge). Большей части этих групп нет и на Урале, и даже на Алтае. Это, безусловно, третичные типы, но почему-то не развивавшиеся на Кавказе. Сравнимо с этими типами и отсутствие на Кавказе видов сирени, а между тем в Европе — 2 вида из разных групп и разной экологии: *Syringa vulgaris* L. (вид шибляка) и *S. josikaea* Jacq. f. (исходно дубравный тип).

В какой-то степени аналогично с *Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey. (типом, восстановившим в плейстоцене ареал в Восточной Европе ранее, чем *A. nemorosa* L.) и отсутствие на Кавказе *Cypripedium guttatum* Sw. Но оба этих вида на Урале показывают также возможность развития не только в неморальных лесах, но и в березняках, и тем более удивительно их отсутствие на Кавказе. Но не менее удивительно отсутствие и *Lonicera tatarica* L., ведь лишь в Закавказье собственно имеется вид того же родства, но совершенно иной группы (*L. floribunda* Boiss. et Buhse — викарный тип к *L. korolkovii* Stapf s. l. из южных районов Средней Азии).

Нет на Кавказе и древнего типа *Sibiraea* (*S. velebitica* Degen: Адриатическое побережье Хорватии, *S. laevigata* (L.) Maxim.: Алтайская горная страна). До Предкавказья лишь доходят *Clematis integrifolia* L., *C. recta* L.

Отсутствие на Кавказе двух видов осоки, связанных в Центральной или в Восточной Европе с неморальными ценозами, более понятно. *Carex pilosa* Scop. здесь замещается южноевропейско-кавказским видом *C. michelii* Host, а этот вид осоки в Донецком кряже (после значительного разрыва, аналогичного разрыву граба) скорее именно «кавказогенный». Отметим, что в секции, куда входит *C. michelii*, на Кавказе представлены еще 3 вида, и среди них еще 1 важный южноевропейско-кавказский вид *C. brevicollis* DC., также неморальный. Совершенно ясно, что и эта группа в целом явно не плейстоценовая, а ареал *C. pilosa* заполнялся в Европе после оледенения по меньшей мере из 2 разных центров. *Carex umbrosa* Host (вид более центрально-европейский, в СВ Европе, на Урале и Сибири замещающийся *C. sabynensis* Less.) на Кавказе также имеет викарный вид *C. huetiana* Boiss. (ЮВ Европа—Малая Азия—Кавказ). Возможно, что аналогичны типы «аномалии отсутствия» у *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich. или, скажем, у *Viola collina* Bess.

Но на Кавказе нет даже аналогов таких центральноевропейско-южноевропейско-(малоазиатских) типов, как *Lunaria rediviva* L., *Lysimachia nemorum* L., *Melittis melissophyllum* L. s. l. (incl. *M. carpatica* Klok., *M. sarmatica* Klok.), *Aposeris foetida* (L.) Less., *Scilla siberica* Haw. s. str. или лесные типы рода *Phyteuma*.

Значит, и в этих случаях мы видим, скорее, подтверждение весьма независимого развития неморальных флор Центральной и Южной Европы и Кавказа еще с третичных времен, которые совершенно не нарушили все оледенения плейстоцена. И становится ясно, что и *Isopyrum thalictroides* L., и *Potentilla alba* L. никогда не были в составе флоры Кавказа (как и многие другие типы!), да и вряд ли они когда-либо продвигались восточнее современных границ своих ареалов. А это значит в том числе, что во все периоды плиоцен-плейстоценового развития Кавказ не терял своеобразия своей неморальной флоры и в связи с развитием бетулярных или черново-таежных ценозов в это время в Приуралье, на Урале и в Западной Сибири.

3. Собственно на Кавказе нет и «бетулярной свиты», аналогичной бетулярной свите Восточной Европы (а отчасти и Северной и Центральной Европы). При очень богатом реликтовом субальпийском высокотравье, развитом на Кавказе в том числе и в связи с субальпийскими реликтовыми криволесьями костатных берез (*Betula medwedewii* Regel, *B. megrelica* Sosn., *B. raddeana* Trautv.), на Кавказе нет чего-либо родственного *Atragene sibirica* L., *Cimicifuga europaea* Schipcz. — *C. foetida* L., *Pleurospermum austriacum* (L.) Hoffm. — *P. uralense* Hoffm., *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Bupleurum longifolium* L. — *B. aureum* Fisch., *Delphinium elatum* L., *Aconitum septentrionale* Koelle (этого родства нет на Кавказе и вообще здесь мало видов *Aconitum*), *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC., *Potentilla chrysantha* Trev., *Cacalia hastata* L., *Cirsium helenioides* (L.) Hill. — *C. heterophyllum* (L.) Hill, *Cypripedium macranthum* Sw. Но ведь нет также и *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — *M. umbrosa* (Bunge) Fenzl, *Silene repens* Patrin (и ее родства), *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. При значительном богатстве и разнообразии видов *Rosa R. acicularis* Lindl. здесь тоже нет.

И тем выше значение тех фактов, что Приуралье и Урал получили с Кавказа и сохранили высокотравные *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauv. (очень близкий к *C. macrophylla* (Willd.) Wallr.) и *Knautia tatarica* (L.) Szabó (почти неотличимую от *K. montana* (M. Bieb.) DC.), а также *Lathyrus litwinovii* Iljin (викарный тип *L. miniatus* M. Bieb. ex Stev.), тип скорее исходно дубравный. И тем выше значение дизъюнктивного распространения на Кавказе (и в Передней Азии) *Potentilla fruticosa* L. и некоторых мелких рас родства *Betula pendula* Roth, а также гибридных типов с их участием, но и с древним костатным типом *Betula raddeana*. И в то же время на Кавказе нет настоящей *Betula alba* L. s. str. (=*B. pubescens* Ehrh.) и, видимо, *B. pendula* Roth s. str.

Нет на Кавказе и тех мезофильных или даже гигрофильных тенелюбивых петрофитов среднегорий (реже высокогорий), которые в Европе и Сибири сочетаются чаще с березняками или черневой тайгой. Это *Hackelia deflexa* (Wahlb.) Opiz, *Cortusa matthioli* L. или *C. altaica* Losin., *Saxifraga cernua* L., *Cystopteris dickieana* Sim. Это также и виды рода *Pseudostellaria* Pax (10—12 видов в Восточной Азии, *P. rupestris* (Turcz.) Pax — Восточная Сибирь, очень близкий тип *P. borodinii* (Kryl.) Pax — Алтай и 1 вид в Европе — *P. europaea* Schaeftl.). Один (или два) вида этого рода есть и в Скалистых горах запада Северной Америки.

Последний случай очень интересен. Где обитает европейский вид? А в одном из самых богатых эндемиками регионе Южных и Юго-Восточных Альп (по широте севернее и Предкавказья, но под защитой с севера Альпами, а с юга — подогретым переносом средиземноморских фронтов с находящейся примерно в 120—150 км Адриатики). Этот регион справедливо считается одним из двух (вместе с Приморскими Альпами) регионов, где сохранялись третичные типы во время оледенений Альп. Действительно, эндемики этого региона блестящие: *Carex baldensis* L. (особая секция), *Allium insubricum* Boiss. et Reut. (вместе с *A. narcissiflorum* Vill.: Северная Португалия—Приморские Альпы — представители секции, все виды которой в Центральном и ЮЗ Китае), *Rhodothamnus chamaecistus* (L.) Reichenb. (второй вид рода — в Восточной Анатолии), *Physoplexis comosa* (L.) Schur (эндемичный род, близкий к *Phyteuma*), *Spiraea decumbens* Koch, *S. hacquetii* Fenzl et Koch (замещающие по высоте 2 расы типа, появляющегося только в южной Средней Азии —

S. baldshuanica B. Fedtsch.), *Paederota bonarota* (L.) L. и *P. lutea* Scop. (эндемичный род, относительно близкий к кавказскому роду *Paederotella* Kem.-Nath.), *Wulfenia carinthiaca* Jacq. (род с дизъюнктивным ареалом от Юго-Восточной Европы до Пригималайских стран и Западных и Центральных Гималаев, где выделяют и особый род *Wulfeniopsis* D. Hong, но, видимо, напрасно), *Rhizobotrya alpina* Tausch. (монотипный эндемичный род) и, наконец, эндемичный вид *Ephedra helvetica* C. A. Mey. Все это виды различной экологии и ценотической принадлежности. И ни у одного из этих типов, кроме *Paederota*, ничего близкого на Кавказе нет.

4. Кавказ почти во всех флористических сводках принимается в таких границах, что обязательно включает часть степей Понтической провинции (это вообще бóльшая часть так называемого Предкавказья). Более того степи на Северном Кавказе составляют важный компонент не только пьедестала Кавказа (который в доисторическое время был, видимо, лесостепным), но и отчасти нижних поясов собственно низкогорий и даже среднегорий. Так обстоит дело и в Майкопско-Кубанском, и в Центральном (район Минеральных Вод и Кисловодска), и в Терском (район Моздока и Терского хр.), и в Восточном (район между Кызыл-юртом, Махачкалой и Буйнакском) секторах. В остальных регионах Кавказа и Закавказья степи — уже нагорные образования и островные (особенно на Куба-Шекинском нагорье, в Джавахетии и Северо-Западной Армении, кое-где в Карабахе и даже в Зуванде). Вполне понятно поэтому, что степные понтические и понтическо-заволжско-казахстанские элементы представлены на Кавказе очень полно. И к сожалению, пока без специального анализа нет никакой возможности в полном объеме разделить те степные элементы, что все же останавливаются в пределах Предкавказья, от тех из степняков, что заходят хотя бы на склоны Скалистого хребта (и вообще, уже коренного Кавказа). Пока же мы видим, что практически все понтические и понто-заволжские ковыли, кроме *Stipa korshinskyi* Roshev. и рас, описанных М. В. Клоковым с учениками, ареалы которых не установлены, есть на Кавказе, есть здесь и все типчаки Степной провинции, все виды змеевок, подавляющая часть степных мятликов и келерий, да и большинства других родов степных злаков.

Между тем в ряде других групп, где мне лучше известно распространение степных видов, я вижу уже немало различий и ниже остановлюсь на этом. Особенно это необходимо потому, что эндемичные роды Степной провинции или роды, очень характерные для понтических и заволжско-казахстанских степей, но заходящие в Алтайскую горную страну или в северные горы Средней Азии, где степи широко развиты (и не только в нижнем поясе гор, но и в верхних поясах выше лесных поясов!), на Кавказе отсутствуют. Это *Middendorfia borysthenica* (M. Bieb. ex Schrank) Trautv. (монотипный род, очень близкий к *Lythrum*), *Brachyactis ciliata* (Ledeb.) Ledeb. — оба типа солонцово-луговые; *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz (тип монотипного, очень близкого к восточно-степному и кустарниково-степному дауро-монголо-китайскому роду из 2 видов — *Cymbaria* L., общее родство которого восточно-азиатское, при этом *Cymbaria dahurica* L. известна после большой дизъюнкции уже не только в Казахстанском Алтае, но и в районе центральной Кулунды) — ценотически это тип, скорее, кустарниковых степей, кальцефит; *Phalacrachena inuloides* (Fisch.) Iljin и *P. calva* (Ledeb.) Iljin — оба вида, скорее, тоже исходно кустарниково-степные (и западинные) и очень близки к древним группам *Centaurea* s. l.; *Eriosynaphe longifolia* (Fisch.) DC. — псаммофитный тип родства *Ferula* (аналог *Soranthus meyeri* Ledeb. или *Ferula sibirica* Willd., *F. peucedanifolia* Willd. ex Spreng., последний — тип приалтайский псаммофитно-степной). Это виды рода *Palimbia* Bess. (3 вида, один из которых заходит в Предкавказье — *P. salsa* (L.) Bess.; виды рода в целом тоже солонцевато-степные типы); это солончаковые виды *Thellungiella* (в нагорной Азии и на Алтае высоко заходящие в горы), это — солончаковато-луговые же виды рода *Halerpestes* Greene (фактически секция рода *Ranunculus*), также заходящие высоко в горы. Но это также плакорно-степной тип *Thermopsis lanceolata* R. Br. (с большим родством в горах Азии, в том числе с высокогорными типами). Останавливаются в Предкавказье и такие важные кустарниково-степные типы, как *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woron., *Amygdalus nana* L. s. str. (до Северного Дагестана), да и *Caragana frutex* C. Koch s. str. (*C. mollis* (M. Bieb.) Bess. — понтический тип, распространен чуть шире, но также в пределах Предкавказья).

Не заходят на Кавказ и виды *Atraphaxis* группы *A. frutescens* (L.) C. Koch, а также некоторые важные травянистые виды кустарниковых степей и степных кустарников — *Muretia lutea* (Hoffm.) Boiss., *Allium tulipaefolium* Ledeb., *Rubia tatarica* (Trev.) F. Schmidt, *Goniolimon elatum* (Fisch.) Boiss. Между тем, как я уже отмечал ранее, кустарниковая степь (и особенно степные кустарники) пышно развиты в Северном Дагестане, и в них наряду с общестепными *Spiraea hypericifolia* L. и *S. crenata* L. участвуют немало кавказских и кавказ-переднеазиатских типов во главе с *Cerasus* (*Microcerasus*) *incana* (Pall.) Spach, немало на Кавказе и терновников (обычно из южной расы *Prunus spinosa* L.), а нередко и с дикой алычой.

Зонально Северный Кавказ (если бы он не имел растянутого лесостепного и кустарниково-степного пьедестала) расположен в зоне контакта сухих и опустыненных степей. Тем интересней тот факт, что такого характерного сухостепного вида, как *Artemisia frigida* Willd., здесь нет, а из житняков нет собственно сухостепных *Agropyrum cristatum* (L.) Beauv. s. str. (и его опушенной расы *A. dasyanthum* Ledeb.), которые замещаются здесь более южными субсредиземноморскими типами *A. pectinatum* (M. Bieb.) Beauv. и *A. puberulum* (Boiss.) Grossh. Останавливается в Предкавказье и *Delphinium puniceum* Pall. Замещается на Кавказе *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet и небольшая и сложная группа южностепных и горностепных солончаковато-луговых и солончаковато-степных ячменей (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *H. bogdanii* Wilensky, *H. nevskianum* Bowden и др.). Очень значительно и число видов рода *Astragalus*, обычных в понтических и заволжско-казахстанских степях, но либо едва заходящих в Предкавказье, либо полностью отсутствующих даже в Предкавказье. Из числа полностью отсутствующих — *Astragalus alopecurus* L., *A. macropus* Bunge, *A. pallescens* M. Bieb., *A. rupifragus* Pall., *A. sulcatus* L., *A. amarus* Pall., *A. pubiflorus* (Pall.) DC., *A. tanaiticus* C. Koch, едва заходят *A. ponticus* Pall., *A. testiculatus* Pall., *A. physodes* (L.) Pall., *A. albicaulis* DC., еще не менее 6 видов останавливаются на передовых хребтах Кавказа.

Из других подобных степных видов можно назвать еще и *Allium rubens* Schrad., *Tulipa schrenkii* Regel, *Erysimum hieracifolium* L., *E. flavum* (Georgi) Bobr., *Potentilla patula* Waldst. et Kit., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *E. uralensis* Fisch. ex Link, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *G. rubellum* (S. Gmel.) Klok., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (замещается *L. meyeri* (Willd.) O. Kuntze), *Salvia stepposa* Des.-Shost., *Fornicium serratuloides* (Georgi) R. Kam.

На Кавказе нет и многих степных солонцевато-луговых видов с широким ареалом, в том числе таких, которые заходят и в лесостепь. Таковы *Allium flavescens* Bess., *Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht., *P. virgata* Lehm., *Euphorbia songarica* Steud., *Viola pumila* Chaix, *V. persicifolia* Schreb., *Artemisia laciniata* Willd., *Oxytropis glabra* (Lam.) DC. Нет здесь и некоторых характерных лугостепных видов: *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *H. schellianum* (Hack.) Kitag. (на Кавказе есть свои виды *Helictotrichon*), нет *Adonis vernalis* L. (но широко распространен *A. wolgensis* Stev.), нет *Tulipa patens* Agardh (на Кавказе замещается близким *T. lip-*

skyi Grossh.), наконец, нет видов *Hemerocallis*, *Leontopodium* (ни тот, ни другой род не представлены и на Урале). Но *Carex humilis* Less. на Кавказе не редкость!

Я отмечал раньше, что на Кавказе почти нет типичнейших видов «мелового комплекса» южнорусских степей. И это действительно так. Здесь нет ни *Silene cretacea* Fisch., ни *Lepidium meyeri* Claus, ни *Matthiola fragrans* Bunge, *Hedysarum cretaceum* Fisch., *H. ucrainicum* Kaschm., *Genista tanaitica* P. Sm., *Polygala cretacea* Kotov, *Pimpinella tragium* Vill. s. l., *Hyssopus cretaceus* Dub., *Linaria cretacea* Fisch. (incl. *L. creticola* Kupr., *L. macrophylla* Kupr.), *Anthemis trotzkiana* Claus, *Jurinea cretacea* Bunge, *Artemisia hololeuca* M. Bieb. и многих других меловых видов (особенно из бассейна Северного Донца и с южных районов Донецкого кряжа, но и с междуречья Дона и Волги). На Кавказе есть лишь немногие строго меловые виды, общие с южнорусскими степями, — *Artemisia salsoloides* Willd., *Astragalus albicaulis* DC. (едва заходит) и некоторые другие, но, конечно, кальцефильно-(известково)-петрофильная фракция флоры здесь в целом очень богата, и тем удивительней то, что по крайней мере для части меловых видов степей здесь не только не нашлось места, но нет и родственных видов (*Linaria cretacea*, *Artemisia hololeuca* или, скажем, *Astragalus tenuifolius* L., *Hyacintella pallasiana* (Stev.) Losin.). В то же время для значительного числа меловых видов южнорусских степей такие связи совершенно очевидны. Так, *Erysimum krynkense* Lavr. близок к *E. cuspidatum* (M. Bieb.) DC. (группа эта — sect. *Cuspidaria* DC. или род *Acachmena* H. Fuchs — балканско-переднеазиатская), *Artemisia argentata* Klok. — раса *A. caucasica* Willd. (а в целом это большая группа родства южно- и юго-восточноевропейских и переднеазиатских видов, и в Европе до 7 эндемичных рас), родственные типы меловых *Hedysarum*, *Genista*, *Anthemis trotzkiana* на Кавказе тоже есть, хотя и в составе общеюжноевропейско-переднеазиатских групп.

Кавказ частично охватывает и территорию Туранской провинции. Закавказские части Турана (Куро-Араксинские) довольно богаты флористически (и весьма оригинальны), а северо-кавказские (северо-прикаспийские) территории, напротив, довольно бедны (и малооригинальны как по наборам псаммофитных, так и галофитных элементов). Это довольно странно и потому, что в низкогорьях Северного Дагестана есть очень своеобразный набор галофитных туранских типов (в окружении уже кавказской флоры), и потому, что многие галофитные элементы Туранских пустынь заходят и в степи Южной России и Северо-Западного Казахстана, а обширные пространства песков на Волго-Уральском междуречье, казалось бы, создают все условия для по крайней мере голоценовых обменов между собственно Северным Тураном и Прикаспийскими песчаными массивами Калмыкии и Дагестана при низких уровнях стояния Каспия. Расселение же псаммофитов, конечно, по сравнению с расселением плакорно-степных или каких-либо лесных видов — несравненно более быстрый процесс. Да и бóльшая часть галофитных типов обладает значительными темпами расселения (и соответствующими приспособлениями). Однако приведенный выше набор туранских типов, отсутствующих на Кавказе, включающий и важнейшие галофитные типы Турана и характерные псаммофитные элементы, свидетельствует, что подобного расселения в голоцене, по-видимому, не было. Особенно удивительно отсутствие на Кавказе таких массовых и легко расселяющихся видов, как галофитные *Halocharis hispida* (Schrenk) Bunge, *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., да и саксаула, или псаммофитных *Lachnoloma lehmannii* Bunge (есть в районе Доссор-Макат в Сев. Прикаспии), песчаной акации *Ammodendron bifolium* (Pall.) Yakovl. (и ее прикаспийской расы *A. lehmannii* Bunge) или *A. eichwaldii* Ledeb., а также, например, *Allium sabulosum* Stev., *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. ex DC. Тем более удивительно, что на Кавказе есть всего 1 вид рода *Leymus* Hochst. — *L. racemosus* (Lam.) Tzvel. subsp. *sabulosus* (M. Bieb.) Tzvel. (это литорально-псаммофитный вид), но нет таких галопсаммофитных типов, как *L. paboanus* (Claus) Pilger, *L. secalinus* (Georgi) Tzvel. и его расы *L. ovatus* (Trin.) Tzvel., *L. karelinii* (Turcz.) Tzvel., нет *Achnatherum splendens* Trin., да нет и галофитных *Artemisia nitrosa* Web., *A. pauciflora* Web.

Конечно, все эти факты говорят об исключительно сложной истории Северного Прикаспия именно в голоцене (не говоря уже о плейстоценовых колебаниях Каспия при высоком его уровне). Бо́льшую часть голоцена территория Северного Прикаспия до Северного Дагестана и Мангышлака, скорее всего, развивалась как исключительно степная (и песчано-степная). Но мы знаем, что на Прикаспийской низменности есть немало интересных пустынно-степных элементов, сохранявшихся при всех изменениях на участках более высоких уровней (таковы *Allium delicatulum* Sievers, *A. inderiense* Fisch. ex Bunge, *Astragalus amarus* Pall., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. и др.). Ни одного подобного типа на Кавказе нет.

Наконец, нельзя не отметить, что на Кавказе и в Закавказье очень бедный набор видов рода *Zygophyllum*. Это сорничающий галофитный *Z. fabago* L. и замечательный реликтовый тип, общий с горами Ирана и Средней Азии, — *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. (только в Южном Закавказье). Между тем на Прикаспийской низменности есть единичные северные местонахождения полукустарника *Z. ovigerum* Fisch. et Mey. (циркумгирканский тип, не заходящий на Кавказ), а до Южного Урала доходит полукустарничковый вид *Z. pinnatum* Cham. (очень широко распространенный петрофитный тип). Все это значит, однако, лишь то, что общетуранские и оригинальные, заходящие на Кавказ или обособившиеся здесь виды южнотуранских и ирано-туранских типов и составили основу туранской флоры Кавказа, причем главным образом за счет более южных связей (и конечно, главным образом через Апшеронско-Красноводский порог при самых низких уровнях Каспия). Обогащения же этой флоры через Северный Прикаспий явно не было! Но тогда возраст большинства пустынных элементов на Кавказе не позднее среднечетвертичного, а на более северных территориях должны были развиваться не только степные флоры, а также лесостепные и лесные.

5. Оценим же теперь вновь вероятность развития на территории хотя бы Северного Кавказа и Предкавказья лесных флор собственно бореального типа. Как мы видели выше, бетулярный комплекс на этих территориях практически не развит. Следовательно, нам необходимо оценить еще и возможность развития здесь хвойных лесов. Черново-таежные элементы тоже на Кавказе не проявляются сколько-нибудь полно, и, видимо, ни бетулярных, ни черново-таежных компонентов «плейстоценового комплекса лесостепи урало-сибирского типа» И. М. Крашенинникова на Кавказе не было. Были ли здесь, однако, элементы собственно сосново-лиственничных боров в сочетании с каменистыми (петрофитными) степями?

Боры на Кавказе образуют лишь 3 вида сосен, причем эти боры резко различны по природе. Средиземноморские по всем признакам боры (которые, правда, лучше называть «пинариями») образует преимущественно особый подвид калабрийской сосны *Pinus brutia* Ten. subsp. *pityusa* (Stev.) Nahal. В ряде более северных участков в сложении этих боров принимает участие раса черной сосны, общая с южным берегом Крыма *Pinus pallasiana* D. Don (в одном районе выступающая и как эдификатор собственно черно-сосновых боров, но на очень небольших площадях). Здесь же в состав смешанных с черной сосной боров входит и наиболее распространенная на Кавказе прабореальная сосна Коха *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch. Пинарии из *Pinus brutia* subsp. *pityusa* настоящие, средиземноморского типа, приморские по положению боры (в наиболее сохранившихся массивах с кустарниковым ярусом из *Cistus ponticus* Juz., жестко-травным ярусом *Ruscus aculeatus* L., местами с подлеском из *Cotinus coggygria* Scop., *Carpinus orientalis* Mill., *Ligustrum vulgare* L. и др.). Боры черной сосны субсредиземноморские, по положению аналоги второго пояса склонов гор Средиземноморья с подлеском преимущественно из тех же основных пород. Редколесья еще одного вида сосны — реликтовой *Pinus eldarica* Medw., близкой к *P. brutia*, представленные лишь на хр. Эйляр-оуги в Азербайджане, — петрофильные ценозы, представляющие резко обедненные варианты исконне приморских пинариев, практически лишенные средиземноморских видов нижних ярусов. Все это — образования, совершенно не имеющие связей с бореальными лесами (и, естественно, без какого-либо участия бореальных видов в ценозах). Совершенно иное дело — горные боры *Pinus kochiana*, широко развитые на северном склоне Большого Кавказа, в Дагестане, а также в Закавказье (кроме крайних юго-восточных горных массивов). Это настоящие прабореальные леса, в которых, несмотря на участие в составе ценозов некоторых важных кавказских (и евро-кавказских) элементов, особенно *Rhododendron caucasicum* Pall., *R. luteum* Sweet, кавказского можжевельника *Juniperus oblonga* M. Bieb., *Festuca drymeja* Mert. et Koch, *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh. subsp. *decipiens* (O. Schwarz et Baessl.) Tzvel., *Sedum stoloniferum* S. G. Gmel., *Sempervivum caucasicum* Rupr. и т. д., все же бóльшая часть видов травяного покрова и некоторые важные типы кустарников — вполне бореальные (и обычно голарктические или евразиатские) виды. Это и *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L., *L. tristachyum* Pursh, *Polygonatum multiflorum* (L.) All., виды грушанок и ортилий, *Rubus saxatilis* L., *Veronica officinalis* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. и др., а в более сухих лесах и теплых местообитаниях и *Anthericum ramosum* L., *Scleranthus perennis* L., *Centaurea marschalliana* Spreng., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. и некоторые другие виды «южных» боров Восточной Европы. В сосняках Кавказа (особенно Дагестана, Теберды, Тушетии) иногда набор бореальных лесных видов не меньший, а даже больший, чем в темнохвойных лесах (*Melica nutans* L., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Paris quadrifolia* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Daphne mezereum* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Oxalis acetosella* L., *Linnaea borealis* L. — все они встречаются в борах Кавказа). Есть здесь и свои мелкие расы — *Arctostaphylos caucasica* Lipsch., *Empetrum caucasicum* V. Vassil. (андрогинная раса *E. nigrum* L.), *Lonicera buschiorum* Pojark. из голубых жимолостей (кажется, скорее, гибридогенным типом, как, впрочем, и собственно центрально-европейский *L. coerulea* L.).

Но и «лакуны» в составе борового комплекса Кавказа весьма велики! Конечно же, здесь нет целого ряда важнейших элементов северных боров Европы. Это *Calluna vulgaris* L., *Pulsatilla patens* L. s. l., *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek (и другие виды рода), *Carex ericetorum* Poll., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Bart., но и *Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng. s. str. и даже *Lycopodium complanatum* L. (а *L. tristachyum* есть!). Нет такого важного элемента заболоченных боров, как *Ledum palustre* L. Но нет и ряда важных элементов «южных боров» — *Arenaria biebersteinii* Schlecht. (и некоторых других типов *Arenaria* sect. *Eremogone*), *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *P. grandis* Wenderoth, *Jasione montana* L. (!), родства *Cytisus ruthenicus* Fisch., *Genista tinctoria* L. s. str. (!), *Koeleria delavignei* Czern., *K. glauca* (Spreng.) DC. (и ее песчаной расы). Но самое главное — здесь нет и большого числа видов, которые более всего и связаны с комплексом «горных» сосняков в плейстоценовой лесостепи урало-сибирского типа И. М. Крашенинникова. Это *Larix* (типа *decidua* Mill. — *archangelica* Lodd.), *Duschekia* (типа *viridis* (Chaix) Opiz. — *fruticosa* (Rupr.) Pouzar), *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel. s. l., *Trifolium lupinaster* L.

s. l., *Saussurea* (типа *discolor* (Willd.) DC. — *controversa* DC. и гибридных типов, вроде *S. uralensis* Lipsch.), нет *Carex alba* Scop., *Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray, *Adonis sibirica* Ledeb., *Polygala sibirica* L. (есть замещающий вид *P. sosnovskyi* Kem.-Nath.), *Aulacospermum anomalum* (Ledeb.) Ledeb., *Seseli krylovii* (V. Tichom.) Pimen. et Sdobn., *Euphorbia gmelinii* Steud., *Scorzonera* (типа *ruprechtiana* Lipsch.), но и комплекса *Lathyrus gmelinii* Fritsch. или *L. frolovii* Rupr. (из разных стволов очень сложной и многовидовой группы, включающей и переднеазиатские виды; см. Камелин, 1998). Отсутствие такого набора боровых компонентов «плейстоценовой лесостепи» (наряду с северными и южно-центрально-европейскими боровыми типами Восточной Европы) по существу нацело исключает возможность каких-нибудь обменов боровой флоры Кавказа с «плейстоценовой лесостепью» Восточной Европы.

Не менее удивительные факты отсутствия на Кавказе мы видим и в «каменисто»-степном (петрофитно-степном) компоненте «плейстоценовой лесостепи» И. М. Крашенинникова. Сразу обращают на себя внимание такие бесспорные факты, как отсутствие на Кавказе комплекса рас *Elytrigia strigosa* (M. Bieb.) Nevski — *E. reflexiaristata* (Nevski) Nevski — *E. gmelinii* (Trin.) Nevski (=*E. aegilopoides* (Drob.) Peschk.) и др. (а ведь он включает и крымскую расу!), к тому же, как выше сказано, нет и *Helictotrichon desertorum*, часто ассоциированного с этими расами; нет на Кавказе и большого числа петрофитных лугов Центральной и Восточной Европы (и Южной Сибири) из очень разных групп родства — *Allium strictum* Schrad. (и родства *A. lineare* L. вообще), *A. nutans* L., *A. senescens* L. s. l. (incl. *A. glaucum* Schrad.), но и *A. rubens* Schrad., наконец, более лугостепного *A. obliquum* L., не говоря уже об *A. ramosum* L. (*A. odorum* L.); отсутствует целый ряд гвоздичных, например, тип *Gypsophila altissima* L. — *G. cephalotes* (Schrenk) Kom., а также *G. uralensis* Less., отсутствует родство *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., но и родство *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link (не столь петрофитный). Нет здесь и *Schiwereckia hyperborea* (L.) Berkut. или *S. berteroides* Fisch., нет типа *Alyssum lenense* Adams, а столь сложный комплекс петрофитных видов *Alyssum sibiricum* Willd. — *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. (*A. biovulatum* Busch) — *A. fedtschenkoanum* Busch и др. замещен здесь более западным степным типом *A. tortuosum* Waldst. et Kit. — *A. savranicum* Andrz. Нет *Saxifraga spinulosa* Adams — *S. bronchialis* L. Нет комплекса рас *Astragalus australis* (L.) Lam. s. l. (*A. gorczakovskii* L. Vassil. = *uralensis* Litv., *A. kaufmannii* Kryl., *A. pseudoaustralis* Fisch. et Mey.), *Vicia multicaulis* Ledeb., *Seseli hippomarathrum* Jacq. — *S. ledebourii* G. Don, *Aulacospermum multifidum* (Sm.) Meinsh. — *A. isetense* (Spreng.) Schischk., *Phlojodicarpus villosus* (Turcz.) Ledeb., типа *Eritrichium uralense* Serg. — *E. pectinatum* (Pall.) DC., *Scutellaria supina* L., *Artemisia rupestris* L. — grex, *A. bargusinensis* Spreng. Все это группы, явно связанные с «плейстоценовой лесостепью» И. М. Крашенинникова, вернее даже с ее северными ветвями, которые имели значительное время для расселения по Уралу к югу именно в периоды оледенений. Но есть и целый ряд более южных типов, связанных также с борами и каменистыми степями, но более южных (и часть их не проходит далеко в Европу, останавливаясь на Урале или близ него). Возможно, что именно они побудили И. М. Крашенинникова различать вторую (голоценовую) составляющую этого комплекса. Таковы *Gypsophila patrinii* Ser., *Silene altaica* Pers., *Sedum hybridum* L., *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *O. thyrsiflora* Fisch., *Pseudosedum lievenii* (Ledeb.) Berger, *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Astragalus helmii* Fisch. — *A. permiensis* C. A. Mey. — *A. depauperatus* Ledeb., *A. igoschinae* R. Kam. et Yurtz. — *A. temirensis* M. Pop. — *A. arbuscula* Pall., *Oxytropis approximata* Less. — *O. hippolyti* Boriss., *O. gmelinii* Fisch. ex Boiss., *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *H. grandiflorum* Pall., *Phlox sibirica* L., *Onosma simplicissimum* L., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. и некоторые другие.

К подобным более южным типам относится и часть сложного комплекса *Potentilla sericea* L. — *P. approximata* Bunge—*P. conferta* Bunge—*P. pensylvanica* L. Это именно виды родства собственно *P. sericea* L. и гибриды с ее участием — *P. eversmanniana* Fisch. ex Ledeb., *P. volgarica* Juz., в то же время типы *P. pensylvanica* L. — *P. conferta* Bunge были развиты явно более к северу, чем сейчас (и свидетельство тому — обитание близких рас вплоть до Приладожья). Южная волна, казалось, целиком должна бы быть на Кавказе, ведь здесь есть некоторые очень важные типы, связанные с ней, — *Juniperus sabina* L., *Astragalus cornutus* Pall., а также *Aser alpinus* L. s. l. (кавказские расы, пожалуй, более близки к западно-алтайско-североcреднеазиатскому *A. serpentimontanus* Tamamsch.). Есть на Кавказе и отдельные местообитания *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotz. Выше упомянутая группа родства *Potentilla pensylvanica* (и ее гибриды с группой *P. sericea*) все же представлены на Кавказе такими типами, как *P. agrimonioides* M. Bieb. s. l., а также *P. lomakinii* Grossh. (атропатенский и не строго петрофильный тип). Представлена здесь и группа родства *P. multifida* L. (локальные эндемичные расы, наиболее своеобразная из которых известково-дагестанская *P. alexeenkoi* Lipsky).

И тем не менее значительной части подобных видов, которые имеются на Южном Урале, на Кавказе нет. И кроме ряда новообразований, главным образом гибридогенных, считать большинство этих видов голоценовыми мигрантами на Южный Урал оснований нет. Это преимущественно (даже в группах столь близких рас, как *Astragalus* sect. *Helmia*) позднетретичные типы, фрагменты ареалов которых — следствие плейстоценовых перестроек растительного покрова, реже — голоценовых миграций в пределах Урала. Все они в совокупности, но особенно *Silene altaica*, *Phlox sibirica*, *Onosma simplicissimum*, демонстрируют нам устойчивость флоры каменисто-степных (и вообще петрофильно-степных) ценозов на очень больших пространствах (от Урала до Алтая) даже при самых жестких климатических изменениях позднего плейстоцена и голоцена. Тем более важно в этом случае то, что все эти типы отсутствуют на Кавказе, причем наряду с отсутствием комплекса боровых типов плейстоценовой лесостепи (хорошо представленных на Урале и в Предуралье и Зауралье, а затем — и в Казахском мелкосопочнике и на Алтае). Вполне оправдано считать это свидетельством того, что либо типы «плейстоценовой лесостепи» не достигали Кавказа совершенно, либо связи территорий развития «лесостепи урало-сибирского типа» и Кавказа были исключительно затруднены. А ведь многие подобные типы достигают и Центральной Европы!

Обсуждавшийся выше материал по отсутствию на Кавказе многих важных групп в самых различных комплексах растительного покрова столь велик, что не учитывать его при разработке проблем истории флоры Кавказа невозможно. Ведь это крупные наборы видов различной экологической природы, разных ценотических комплексов, явно самой разной степени обособленности в рядах родства и, следовательно, разного возраста. Их отсутствие еще более полно характеризует высокое своеобразие флоры Кавказа и исключительно сложную историю этой флоры.

Еще раз можно наметить некоторые важнейшие итоги обсуждения вышеизложенного материала.

1. Глубоко оригинальная высокогорная флора Кавказа в основе своей третичная, с большим числом реликтовых типов, причем в равной мере на западных и на восточных территориях, хотя и за счет разных групп. Аркто-монтанных элементов в этой флоре нет, и это полностью исключает какие-либо непосредственные связи горных комплексов флоры Кавказа в плейстоцене с флорами перигляциальной полосы (что, несомненно, имело место в Центральной Европе). Именно так и справедливо оценивали эту флору и Н. И. Кузнецов, и С. Кульчинский, и Ан. А. Федоров. Но это хорошо понимал и М. Г. Попов.

2. Бореальный комплекс видов различных эколого-ценотических свит растительности Восточной Европы — таежной, бетулярной (и высокотравно-бетулярной), торфяно-болотной, низинно-болотно-луговой, гидрофильной — представлен на Кавказе отрывочно, с большими и мало объяснимыми «лакунами». Число отсутствующих видов из разных свит столь велико, что говорить о сколько-нибудь представительной миграции бореальных элементов в плейстоцене на Кавказ невозможно. Следует вслед за Ан. А. Федоровым считать, что бо́льшая часть современных видов флоры Кавказа, которую считают бореальной, на деле представляет праборeальные, неогеновые (преимущественно разных этапов плиоцена) виды. По существу так же полагал и М. Г. Попов. Но, конечно же, за время плиоцена и плейстоцена было немало эпизодов, когда для распространения элементов пойменно-лесных, лугово-низиннободотных и гидрофильных *за счет дальних заносов* было немало возможностей. Это касается и распространения при изменении гидросети (низовья Волги и Урала в отдельные периоды на широте примерно Махачкалы), и переносов с мигрирующими птицами. Это особенно ярко проявляется в составе осок на Кавказе.

3. Следов влияния на флору Кавказа комплекса «плейстоценовой лесостепи урало-сибирского типа» мы не видим. Боровые элементы этого комплекса (да и вообще боровые типы равнинной Европы), петрофитно-степные и бетулярные элементы, представлены здесь очень плохо. Но следует подчеркнуть, что многие элементы луговых степей представлены на Кавказе, и надо полагать, что по северной периферии Кавказа в плейстоцене, особенно во время максимального оледенения на равнинах Европы, хотя бы в некоторых секторах Кавказа (разных в разное время) были развиты лесостепные комплексы (южно-европейского типа), и площадь их могла быть большей, чем в доисторическое и ранне-историческое время конца голоцена.

4. Основа современной флоры Кавказа была, конечно, общей с центрально- и южно-европейской лесной флорой (но и с некоторыми восточно-азиатскими, например, с флорой Центральных Гималаев и прежде всего Кумаона). Эта неогеновая лесная флора включала не только компоненты полидоминантных широколиственных лесов (т. е. флор «тургайского типа»), но и компоненты комплекса растительности Древнесредиземноморских территорий (т. е. автохтонно переработанные производные флор «полтавского типа» и сестринских к «тургайским» комплексов широколиственно-лесных, но более южного типа).

Наиболее сложным вопросом истории растительного покрова Кавказа является вопрос о том, какой из первичных для Древнего Средиземья типов лесной растительности, которые в Европе мы можем считать производными от флор «полтавского типа», был здесь развит: лавролистные леса или склерофильные ксерофилизованные леса?

По составу ископаемых флор Колхиды более вероятно развитие на Кавказе именно лавролистных лесов, контактирующих длительное время с полидоминантными широколиственными лесами, а также с собственно средиземноморскими «пинариями» («пинетумами») на побережьях. В то же время не исключена возможность и развития здесь (на востоке и юго-востоке) склерофильных лесов, по крайней мере до начала неогена. Однако роль их (а также производных от них — маквиса и прашибляков) на Кавказе все же была меньшей, чем не только в Средиземноморье и Южной Анатолии, но и в Средней Азии.

«Лакуны» в составе широколиственно-лесных комплексов флоры Кавказа (по сравнению с флорами Южной Европы), конечно же, достаточно хорошо объясняются островным (или полуостровным) развитием Кавказа во многие периоды неогена и особенно небольшими возможностями для обмена этими элементами с Европейской флорой в плейстоцене и голоцене с севера.

5. Совершенно определенно мы можем утверждать, что степные элементы флоры Кавказа очень разнообразны и многочисленны. Однако именно в этом случае мы не можем не обратить внимание на очень важную аномалию отсутствия на Кавказе множества компонентов современной флоры степей южной части Восточной Европы и Западной Сибири. Эта парадоксальная ситуация почему-то почти не обсуждалась в обширной литературе по растительному покрову степей (но и в работах по флоре Кавказа). В самом деле, практически все эдификаторы степных ценозов богато представлены на Кавказе (преимущественно по его периферии с севера, востока и с юга!), но также и в Турецкой Армении и ряде других районов Восточной Анатолии, а кроме того, и в Копетдаге и Хорасане. Но, как это было показано выше, на Кавказе, как и в других районах Передней Азии, нет ни большинства эндемичных родов, свойственных степям равнинной Евразии (но также отчасти и горных районов юга Сибири и севера Средней Азии, а также Дауро-Монголо-Маньчжурскому региону), ни многих других типов, свойственных главным образом кустарниковым степям (и степным кустарникам), солонцеватым и солончаковым лугам и степям, но также меловым обнажениям на территории севернее Кавказа и некоторым более возвышенным участкам на низменностях Прикаспия и низовий Волги. Эта «аномалия отсутствия» особенно удивительна потому, что степи явно играли в голоцене значительно бóльшую роль на территориях Северного Прикаспия, ныне обогащенных туранскими элементами, которых тоже (по большей части) нет именно на территории Предкавказья и отчасти на территории Северного Прикаспия западнее устья Эмбы.

Различие степных комплексов флор юга Восточной Европы и Кавказа столь резко, что именно в этом секторе Евразии мы можем предполагать по меньшей мере двухтактное развитие степей на территориях Причерноморья и Прикаспия, по каким-то причинам не отразившееся на Кавказе. В связи с этим следует вспомнить о том, что проблема связи северных равнинных степей и нагорных степей Закавказья (а по существу вообще Передней Азии) остается пока нерешенной. В то же время «необычайная флористическая и фитоценологическая общность степей Южной России и высокогорий Закавказья», как определял это А. А. Гроссгейм (1948), давно обсуждается ботаниками. Н. И. Кузнецов (1910) считал, что южнорусские степи произошли от нагорных закавказских (прежде всего через Дагестан). А. А. Гроссгейм сначала предлагал считать, что южнорусские и закавказские степи — результат параллельного развития из общей основы, но затем предложил другое решение. Южнорусские и нагорно-малоазиатские степи — части некогда единого степного массива, развитие которого было приурочено ко времени пенепленизации Кавказа, совпадавшим с более или менее ксерическими условиями. В этом случае этот степной массив покрывал бóльшую часть Передней Азии и всю восточную часть Кавказского перешейка (Гроссгейм, 1948). Время этой «пенепленизации» Гроссгейм, однако, не определил. А между тем объяснять в этом случае необходимо не только этот феномен, но также и известные факты развития в Передней Азии ряда прабореальных в широком смысле элементов (*Betula litvinovii*, *Potentilla fruticosa*, *Thalictrum foetidum* и др.), которые нередко развиты здесь выше именно пояса нагорной степи. Объяснение здесь, следовательно, возможно только в том случае, если допустить, что общность всего «степного массива» была создана (в обход всего лесного Кавказа: Колхиды и Гиркании) южнее (и юго-восточнее) Каспия. И в этом случае чрезвычайно полезно понимать и то обстоятельство, что почти повсюду в Закавказье, Восточной Анатолии, Северном Иране и в Копетдаг-Хорасане степи сочетаются с трагакантниками, а нередко также с арчовыми редколесьями (*Juniperus excelsa* M. Bieb., *J. polycarpos* C. Koch, *J. turcomanica* B. Fedtsch.). При этом виды трагакантовых астрагалов (а их в Передней Азии более 30), эспарцетов (особенно *Onobrychis cornuta* (L.) Desv.), виды *Acantholimon*, а также связанные с ними в ценозах элементы, в том числе *Zerna variegata* (M. Bieb.) Nevski, *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr., *S. arabica* Trin. et Rupr., виды *Achillea*, *Tanacetum*, *Pyrethrum*, *Thymus* и др. весьма обычны и в настоящих степях с господством дерновинных злаков. Общность фрагментов арчовников, трагакантников и степей в Передней и Средней Азии (в ее южных горах) выражается нередко и в том, что именно эти ценозы, но также и некоторые варианты полусаванн (с *Poa bulbosa* s. l.), фриганоидов и тимьянников определяют собой и особые поясные структуры в горах (выше пояса шибляка и полусаванн, а иногда и пояса с участием фрагментов широколиственного леса). Эта единая структура (комплекс разных типов растительности) и была названа Н. И. Кузнецовым «нагорно-ксерофитной» растительностью, и именно этот комплекс растительности и обеспечил в понтическо-каспийском секторе Передней Азии развитие древнесредиземноморской (и исходно-нагорно-переднеазиатской) составляющей части степей. Прежде всего сюда относится бóльшая часть перистых ковылей, все виды змеевок, но и виды *Achnatherum*, *Piptatherum*, *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult., *Zerna variegata*, а также *Centaurea* sect. *Centaurea* (широкое родство *Centaurea ruthenica* Lam.), *Eremurus spectabilis* M. Bieb. — complex, включая *E. azerbajdzhanicus* Charkev., *E. subalbiflorus* Vved., или например, *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl. (эвксинский вид с дизъюнктивными фрагментами ареала в Джавахетии, на Тетроб-Чобаретском хр., в ассоциации со *Stipa pulcherrima* C. Koch: Хинтибидзе, 1990; и в Армении, на Ширакском хр., в спирейных ценозах и вновь с участием того же ковыля: Файвуш, 1992). Многие типы этого комплекса развивались и в Средней Азии (иногда еще более пышно), и в то же время многие из них имеют и древнейшие восточно-азиатские связи (хотя и далеко не все!).

Подобная общность развития флоры сложилась в очень длительном процессе филоценогенеза различных типов ксерофилизованных и ксерофильных лесов — из общедревнесредиземной, еще субтропической лесной основы, а затем в становлении параллельно прашибляков и краснолесья (затем арчовников), и далее параллельного и в единой фратрии развития из-под прашибляков богатых полусаванновых ценозов, а из-под арчово-склерофильно-листопадных лесов трагакантников и фриганоидов с участием видов ковылей. Возможно также, что часть трагакантников могла быть связана и с деградацией лесов из биоты восточной (*Biota orientalis* (L.) Endl. = *Platycladus orientalis* (L.) Franco), которая сейчас фрагментарно осталась в Центральной Гиркании и в нескольких участках юга Средней Азии (но в Копетдаге и Хорасане, как и в Северном Афганистане, ее нет). Возможно, что и ценозы сосен из секции *Banksia*, а также из родства *Pinus roxburghii* в процессе их распада при регрессии морей тоже питали именно эту часть флоры Передней Азии. Несомненно, что эти процессы шли бóльшую часть миоцена и главным образом по северной и южной периферии Кавказа. Пожалуй, можно утверждать и то, что они прошли до периода активного (и особенно мощного именно по северной и южной периферии Кавказа) вулканообразования, причем в условиях значительно более низких средних высот и Главного Кавказского хр. и Армянского нагорья в целом. Этап же собственно становления степей и севернее Кавказа и в Передней Азии начался позднее, вместе с очень крупными подвижками системы зон в этом секторе, и главная фаза его, конечно, была связана с акчагылом (хотя возможна и двухэтапная перестройка: сначала в мэотисе, а затем в акчагыле). Более вероятно, однако, связать этап становления степей с акчагылом. Именно перед акчагылом, в киммерии, по-видимому, произошли наиболее важные изменения вокруг Каспия, где сильно сократилась площадь гирканского леса (исчезнув на востоке), а также в Восточной Анатолии, где были разбиты на отдельные котловины от оз. Туз до Севана и Урмии бывшие удаленные от морей внутренние выравненные низкогорные пространства, по которым была развита значительно более ксерофитная растительность, включавшая и некоторые галофитные и гипсофитные пустынные типы.

Но проникновение прабореальных типов стало, видимо, возможным именно после мощнейшей трансгрессии Понто-Каспия, которую можно связать как с несомненным сильным похолоданием равнин Восточной Европы, но и всей Уралогенной системы, включая Мугоджары, так и с возможным первым горным оледенением на наиболее высоких вершинах Кавказа. Выдающаяся роль событий акчагыла для развития флоры Восточной Европы особенно ярко выявилась в результате работ П. И. Дорофеева (1964), но фактически эти события на севере Восточной Европы начались ранее, вероятно, в киммерии («кинельские флоры» Поволжья и Нижней Камы). Важнейшие же события в Прикаспии и в Передней Азии развернулись значительно позже, после наиболее мощной фазы трансгрессии Каспия, когда прабореальные типы (в том числе будущие типы луговых и кустарниковых степей) смогли по осушавшимся после трансгрессий территориям проникнуть глубоко как в районы Закавказья и Передней Азии (путем восточнее Каспия), так и с запада и востока заселить территории севернее Понта и Каспия. К тому же, вероятно, Акчагыльское море было более опресненным, а следовательно, территории им освобождаемые — более проходимыми для лугово-степных типов. Но те же события вели и к тому, что пьедестал Кавказа с севера за счет экспансии Колхидского леса, а также снижения границ кавказских позднетретичных лесов до почти равнин — стал в основном лесным, а не прашибляковым (эти типы сохранились на Кавказе глубже к югу). Между тем во многих участках юга Восточной Европы (от Причерноморья до Донецкого кряжа и от юга Приволжской возвышенности до Подуральского плато и Мугоджар) прашибляковые (и особенно дериватные по отношению к ним) комплексы могли сохраняться и затем расширять площади обитания.

Вот это мы и наблюдаем в составе современных ценозов переднеазитских (а также закавказских) степей. Ведь наряду с глубококсерофильными и, несомненно, древнесредиземноморскими ковылями или змеевиками в этих степях участвуют такие лугостепные, опушечные, а то и боровые типы, как *Adonis wolgensis* Stev., *Ranunculus oxyspermus* Willd., *Potentilla pedata* Willd., *P. laciniosa* Waldst. et Kit., *P. pimpinelloides* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *F. megalocarpa* Juz., *Medicago falcata* L. (incl. subsp. *romanica* (Prod.) Schwarz et Klink.), *M. coerulea* Less., *Peucedanum ruthenicum* M. Bieb., *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Nepeta ucranica* L. — complex (incl. *N. parviflora* M. Bieb., *N. schischkinii* Pojark., *N. kopetdaghensis* Pojark.), *Origanum vulgare* L. s. l., *Inula aspera* Poir., *I. oculus-christi* L. и др. Сюда же, видимо, следует отнести и *Stipa pennata* L. s. str., *Dactylis hispanica* Roth. (incl. *D. woronovii* Ovcz.), а также *Aster amellus* L. s. l., *Scabiosa columbaria* L. и многие другие типы, которые, разумеется, нельзя в полной мере считать ксерофитными.

Однако выделение подобной волны обогащения степной флоры Передней Азии исключительно трудное дело. Во-первых, вполне вероятно, что часть этих типов и до акчагыла уже существовала на территории Кавказа и Передней Азии, например в боровых ценозах. И именно таким типом представляется, скажем, *Carex humilis* Leyss., весьма широко распространенная на Кавказе, но с основным ареалом в Европе, да при этом с обширным родством в Восточной Азии (группа *C. nanella* Ohwi) и с реликтовыми фрагментами ареала в Западном Алтае, Кузнецком Алатау. Во-вторых, часть подобных типов могла проникнуть на территорию Кавказа, а затем в Переднюю Азию во время возможного контакта лесных (но ксерофилизованных или боровых) ценозов собственно кавказских с более северными и северо-западными ценозами прашибляковой или ксерофилизованно-широколиственно-лесной природы. Так, можно представить проникновение на Кавказ *Acer tataricum* L., *Prunus spinosa* L. s. l., *Spiraea crenata* L. Следующие же этапы развития степей на Кавказе и в Передней Азии и на юге Восточной Европы были уже очень различны. Отсюда и разница этих степных флор. Однако этапы плейстоценовой истории степных флор юга Восточной Европы — предмет самостоятельного исследования, и здесь мы его не касаемся.

Таковы итоги исследования отрицательных черт флоры Кавказа, предпринятого нами. И нельзя не сказать, что и в этом случае мы получили весьма важную совокупность фактов, обязательных при обсуждении любого построения историко-флористического характера, которые совместно с положительными фактами по составу флоры Кавказа в целом и по разным регионам Кавказа дают нам немало оснований для расшифровки некоторых важных этапов истории растительного покрова этой страны.

В заключение этого фрагмента анализа флоры Кавказа я посчитал необходимым сравнить друг с другом отрицательные черты флоры двух периферических для Европы в целом территорий — флоры Пиренеев и Кантабрийских гор (и прилегающих территорий французских предгорий Пиренеев, Галисии и севера Португалии), как наиболее оригинального и богатого региона Атлантической Европы и собственно Кавказа (без его туранских и атропатенских территорий и без степного и лесостепного Предкавказья). Сравнение это вполне оправдано, и в том и в другом случае мы имеем территории на границах Бореальной области и Древнего Средиземья. А результаты этого сравнения весьма интересны, ибо они еще в большей мере подчеркивают высокое своеобразие Центральной Европы в отличие от других ее регионов.

Начнем с того, что и в том и в другом регионе (удаленных друг от друга на расстояние около 4000 км) представлены такие характерные типы болотных растений, как *Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, виды *Drosera* и др. Но в обоих регионах нет ни *Betula nana*, ни *Rubus chamaemorus*, ни *Calla palustris*, нет и приключевых *Cortusa matthioli*, *Saxifraga hieracifolia*, нет *Malaxis monophyllos*, *Hammarbia paludosa*, *Liparis loeselii*. И в том и в другом случае нет болотных видов *Ericaceae* (за исключением *Andromeda polifolia*, которая есть в Пиренеях). В этом комплексе флоры в обоих регионах довольно мало оригинальных типов (но *Kosteletzkia pentacarpa* и *Osmunda regalis* есть!).

Почти весь набор отсутствующих на Кавказе луговых и лугово-низинноболотных типов отсутствует и в Пиренейском регионе. Нет тут и *Ligularia sibirica* (но этот вид есть в Центрально-Французском массиве и на периферии Альп и Юры), нет и *Dianthus superbus*. Но в Пиренеях есть *Arnica montana* subsp. *atlantica* Bolos (тип исключительно своеобразный).

И в том, и в другом случае собственно темнохвойных таежных и пратаежных древесных пород (и соответствующих лесов) в сущности нет, но характерные типы пратаежных ценозов есть и в борах, и на Кавказе — в темнохвойных лесах прабореально-неморального типа, а в Пиренеях — и в лесах *Abies alba*. В обоих регионах, в частности, есть и *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*, *Monotropa hypopitis*, *Moneses uniflora*, *Daphne mezereum*, тип *Lonicera coerulea*, *Maianthemum bifolium*, бóльшая часть лесных папоротников. В Пиренеях, правда, нет *Linnaea borealis*, которая на Кавказе есть. Но *Allantodia crenata* (=*Diplazium sibiricum*), *Spiraea media* (да и *S. ulmifolia*), *Trientalis europaea* нет ни там, ни тут! И столь же бедны в обоих регионах *Saussurea*, и нет *Smilacina* (но *Streptopus amplexifolius* в Пиренеях есть, а на Кавказе отсутствует).

Нет, разумеется, ни в том, ни в другом регионах и бетулярных типов — ни *Aconitum septentrionale*, ни *Delphinium elatum*, *Cacalia hastata*, более того и в Пиренеях нет *Cimicifuga europaea* и *Bupleurum longifolium* (типов, родственных *C. foetida* и *B. aureum*). Совершенно так же, как на Кавказе! Нет ни там, ни тут *Moehringia lateriflora* (и ее родства!), *Neottianthe cucullata* и т. д. И видов рода *Pseudostellaria* тоже нет!

Конечно же, бóльшая часть собственно неморальных европейских типов, отсутствующих на Кавказе, в Пиренейском регионе есть. Это и *Hepatica triloba*, и *Isopyrum thalictroides*, *Anemone nemorosa*, *Corydalis cava*, *Lunaria rediviva*, *Melittis melissophyllum*, *Lysimachia nemorum* и др. Но все же ни там, ни тут видов *Syringa*, *Waldsteinia*, *Eranthis* или, скажем, *Potentilla alba* нет.

Подобные «аномалии отсутствия» во флорах юга Атлантической Европы и Кавказа значительного числа бореальных и даже борео-неморальных видов, пожалуй, не только свидетельствуют о том, что в Центральной Европе в отличие от этих регионов была волна распространения бореальных (евроазиатских) типов, не захватившая более южные регионы, отделенные равнинами (без уточнения пока возраста этой «евро-сибирской» экспансии), или о том, что в Центральной Европе были лучшие по сравнению с Атлантической Европой и Кавказом условия для сохранения подобных видов в рефугиумах во время межледниковой, сколько о том, что этих видов не было и в южной части Атлантической Европы и на Кавказе именно в конце неогена! В то же время наличие в Атлантической Европе и на Кавказе многих видов, считающихся бореальными (и в разных комплексах эколого-ценотических, в разных флороценотипах), как раз свидетельство того, что эти виды были в этих регионах Европы и в плиоцене (а то и с миоцена). Вот в этом случае мы можем получить и тот метод анализа флоры, который пытался найти М. Г. Попов!

Очень интересно, что весьма значительная общность намечается и при сравнении этих регионов по поведению видов, которые можно считать по флороценотипическим связям скорее степными, лугостепными и солончаковато-лугостепными. Между тем Кавказ с севера непосредственно контактирует со степями, на Кавказе и в Закавказье хорошо развиты горные степи, а в Атлантической Европе степей, конечно же, нет! Это хорошо видно по составу ковылей. Я подчеркивал выше, что на Кавказе есть практически все ковыли, свойственные понтическим степям, но и более южные их типы. В Атлантической Европе (в южной ее части) ковылей в общем и меньше, и набор их сугубо средиземноморский. Наиболее оригинальные типы его *Stipa iberica* Martinovsky, *S. lagascae* Roem. et Schult. (родство *S. gigantea* Link), *S. gallica* (Stev.) Celak., *S. offnerii* Breistr. и южносредиземноморские *S. retorta* Cav. (*S. tortilis* Desf.), *S. parviflora* Desf. связать с какими-либо степными ценозами невозможно. Нет здесь и лугостепных по преимуществу *Stipa pulcherrima* (но он есть в Юре и в Центрально-Французском массиве), *S. pennata* L. s. str. (*S. joannis* Celak.) тоже нет.

Но точно так же, как на Кавказе, в Атлантической Европе есть типы степных кустарников *Spiraea obovata* Waldst. et Kit. (родство *S. hypericifolia* L.), *Cerasus* (*Microcerasus*) *prostrata* Ser. (родство на Кавказе *C. incana*), но ни там, ни тут нет

Cerasus fruticosa (Pall.) Woron., *Amygdalus nana* L. (на Кавказ заходит на северо-востоке Дагестана), нет *Helictotrichon desertorum*, *Potentilla patula*, *P. longifolia* и др.

Очень интересно сравнение «лакун» в боровых комплексах флор юга Атлантической Европы и Кавказа. Боры Пиренеев, конечно, мало сравнимы с Западно-Кавказскими (ведь в них нет не только *Carpinus orientalis*, но и *Rhododendron caucasicum*, *R. luteum*, *Cotinus coggygria* и др.), но они, конечно, в целом богаче общеевропейскими боровыми видами (здесь есть *Lycopodium* (*Diphasiastrum*) *complanatum*, *Chimaphila umbellata*, *Calluna vulgaris*, *Jasione montana*, *Carex ericetorum* и др., отсутствующие на Кавказе). Но все же ни там, ни тут нет типов *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, *Cardaminopsis arenosa*, *Koeleria glauca* и др. И конечно же, здесь нет и видов, связанных с «горными сосняками» урало-сибирского типа, которых нет на Кавказе, или с «каменистыми степями» комплекса «плейстоценовой лесостепи» И. М. Крашенинникова. Это очень сближает боровые комплексы Атлантической Европы и Кавказа, резко отличая их от Центральной и Восточной Европы. И в этом случае мы можем использовать эти факты в качестве маркеров для состава позднетретичной флоры этих территорий. Все это лишний раз свидетельствует нам о важности использования и отрицательных черт флоры при любом ее анализе.

Но, разумеется, это не означает, что «отрицательные черты флоры» должны использоваться в ущерб анализу положительных характеристик ее состава, и в случае с флорой Кавказа далее мы обратимся именно к ним.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси, 1974. 226 с.

Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1979. Вып. 1. С. 5—130.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978—1981. Т. 1—3.

Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. 268 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е, перераб. и доп. [Баку]. М.; Л., 1939—1967. Т. 1—7.

Долуханов А. Г. Растительность Грузии. Тбилиси, 1989. Т. 1. Ч. 1. Лесная растительность Грузии. 238 с.

Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 43 с.

Еленевский А. Г. О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннего Дагестана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. № 5. С. 107—117.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб., 1999. 772 с.

Иванов А. Л. Флора Предкавказья и ее генезис. Ставрополь, 1998. 204 с.

Иванов А. Л. Конспект флоры Предкавказья. 2-е изд. Ставрополь, 2001. 200 с.

Каталог ископаемых растений Кавказа / Ред. А. А. Колаковский. Тбилиси, 1973—1974. Ч. 1—2.

Камелин Р. В. О некоторых замечательных аномалиях во флоре Горной Среднеазиатской провинции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 4. С. 447—460.

Камелин Р. В. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сиб. бот. сада. Барнаул, 1996. Вып. 2. С. 5—22.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Колаковский А. А. Растительность Бзыбского известкового хребта как кормовая база для животноводства // Тр. Ин-та абхазск. культуры. Сухуми, 1937. Т. 11. 77 с.

Колаковский А. А. Материалы к изучению растительности и флоры Рица-Уадхарского заповедника // Тр. Абхазск. ин-та языка и истории. Сухуми, 1939. Т. 22. С. 37—90.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 460 с.

Колаковский А. А. Плиоценовая флора Кодора. Сухуми, 1964. 209 с.

Колаковский А. А. Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры // Тр. Сухумск. бот. сада. 1974. Вып. 20. С. 115—131.

Кречетович В. И. Ледниковые псевдореликты во флоре Кавказа и Средней Азии // Матер. по истории флоры и раст. СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 148—152.

Кузнецов Н. И. Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье // Зап. Русск. географ. об-ва. 1891. Т. 23. № 3. 190 с.

Кузнецов Н. И. Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа // Изв. Русск. географ. об-ва. 1910. Т. 47. Вып. 6—7. 48 с.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Обзор кавказских представителей секции *Quercus*. Л., 1971. 196 с.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л., 1984. 316 с.

Панютин П. С. Высокотравье западного Кавказа // Изв. Гос. географ. об-ва. 1939. Нов. сер. Т. 9 (71).

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949. 303 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Скворцов А. К. Обзор ив Кавказа и Малой Азии // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. 1966. Т. 15. С. 91—141.

Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 262 с.

Тахтаджян А. Л. К истории развития растительности Армении // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. 1946. Т. 4. С. 51—107.

Тумаджянов И. И. К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа // Тр. Тбилис. ин-та ботаники. 1955. Вып. 17. С. 162—219.

Файвуш Г. М. Флора и растительность степей Армении: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван. 1992. 44 с.

Федоров Ан. А. Альпийские ковры Кавказа и их происхождение // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1942. Вып. 9—10. С. 137—155.

Федоров Ан. А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Матер. по четвертичному периоду СССР. 1952. Вып. 3. С. 49—86.

Флора Восточной Европы / Ред. Н. Н. Цвелёв. СПб., 1996—2004. Т. 9—11.

Флора европейской части СССР / Ред. Ан. Н. Федоров. М.; Л., 1974—1987. Т. 1—6.

Флора европейской части СССР / Ред. Н. Н. Цвелёв. Л.; СПб., 1989—1994. Т. 7—8.

Хинтибидзе Л. С. Ксерофильные флористические комплексы южной Грузии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1990. 42 с.

Хохряков А. П. Родовой эндемизм в связи с проблемой флористического районирования (на примере Кавказа и сопредельных территорий) // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1991. Т. 96. № 6. С. 96—106.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Guinea-Lopez E., Ceballos Jimenez A. Elenco de la Flora Vascular Espanola (Peninsula y Baleares). Madrid, 1974. 403 p.

Flora Europaea / Ed. by T. G. Tutin, V. H. Heywood e. a. Cambridge, 1964—1980. Vol. 1—5.

Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1965—1988. Vol. 1—9.

Kulczynsky St. Das Boreale und arctisch-alpine Element in der mitteleuropaischen Flora // Bull. Intern. Ac. Polon. Cracov., math.-natur. ser. B. 1924. Vol. 1. N 10. S. 127—214.

Takhtajan A. L. Floristic regions of the world. Berkeley etc. 1986. 522 p.

SUMMARY

Many widespread species are demonstrated to be missing in the flora of the Caucasus, while common in adjacent countries (including about 150 genera of vascular plants, which are also lacking in the Caucasus). These species are different in their ecology and phytocoenotic preferences. Problems of the Pleistocene history of the lowland floras of the East Europe and the Caucasus (including Transcaucasia), of formation of the steppe flora on these areas are discussed in this context. In the Pleistocene, connections of high-mountain floras of the Caucasus with periglacial floras of the East Europe were absent; connections of forest floras were minimal. The most important elements of the «Pleistocene forest-steppe of the Ural-Siberian type» also did not penetrate to the Caucasus. The Pleistocene history of steppes in the East Europe and in the Caucasus were sharply different as well. The formation of the steppes in Transcaucasia and the West Asia (up to Kopetdag) took place, presumably, in the Akchagyl, and there were no subsequent connections with the steppes of the East Europe.

УДК 581.524.3 + 551.21 + 56.074.6 (571.66)

© **В. Г. Дирксен, О. В. Дирксен**

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОСЛЕ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ИЗВЕРЖЕНИЯ 7600 ЛЕТ НАЗАД НА КАМЧАТКЕ

V. G. DIRKSEN, O. V. DIRKSEN. VEGETATION DYNAMICS FOLLOWING CATASTROPHIC ERUPTION 7600 YEARS BP IN KAMCHATKA

Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН
683006 Петропавловск-Камчатский, бульвар Пийпа, 9
Факс (41522) 54723
E-mail: volcan@kcs.iks.ru

Поступила 23.11.2004
Окончательный вариант получен 08.11.2005

На основании комплексных исследований на Южной Камчатке впервые проведена реконструкция динамики растительности после катастрофического кальдерообразующего извержения Курильское озеро—Ильинская 7600 ^{14}С л. н. В результате извержения территория более 5000 км^2 превратилась в вулканическую пустыню. Однако на пораженной территории сохранились рефугиумы растений. Первичная сукцессия начиналась в долинах, заполненных мощными отложениями пирокластических потоков, и ее скорости были низкими: к началу почвообразования после извержения прошло не менее 100—150 лет. Вторичная сукцессия, связанная с вегетативным возобновлением ольховника, развивалась на склонах. Участие каменной березы в первичной сукцессии после извержения положило начало ее активному распространению на Южной Камчатке.

Ключевые слова: динамика растительности, вулканическое извержение, палинология, голоцен, тефрохронология, пирокластический поток.

Кальдерообразующее извержение Курильское озеро—Ильинская (в дальнейшем именуемое КО) произошло на Южной Камчатке около 7600 ^{14}С л. н. (Ponomareva et al., 2004). В результате извержения образовалась депрессия размерами 9 × 14 км, бóльшая часть которой в настоящее время заполнена Курильским оз., а в ее северном секторе находится вулкан Ильинский, начавший формирование вскоре после извержения КО. По самым консервативным оценкам, объем изверженного материала составил порядка 140—170 км^3, что в несколько раз превосходит масштабы таких исторических катастрофических извержений, как Санторин (около 3000 л. н.), Кракатау (1883 г.) и Новарупта-Катмаи (1912 г.). Это позволяет считать извержение КО самым сильным в пределах Курило-Камчатской вулканической дуги за последние 10 000 лет и ставит его в ряд крупнейших голоценовых извержений планеты, таких как Тамбора в 1815 г. (Брайцева и др., 2001).

Последствия извержения КО можно рассматривать как экологическую катастрофу, охватившую бóльшую часть Южной Камчатки. Раскаленные пирокластические потоки и мощные пеплопады превратили территорию около 5000—6000 км^2, от побережья Охотского моря до Тихого океана, в вулканическую пустыню (рис. 1). Кроме того, сильное поражение растительности произошло на площади порядка 15 000 км^2, где мощность выпавшей тефры превысила 5 см. В целом тефра извер-

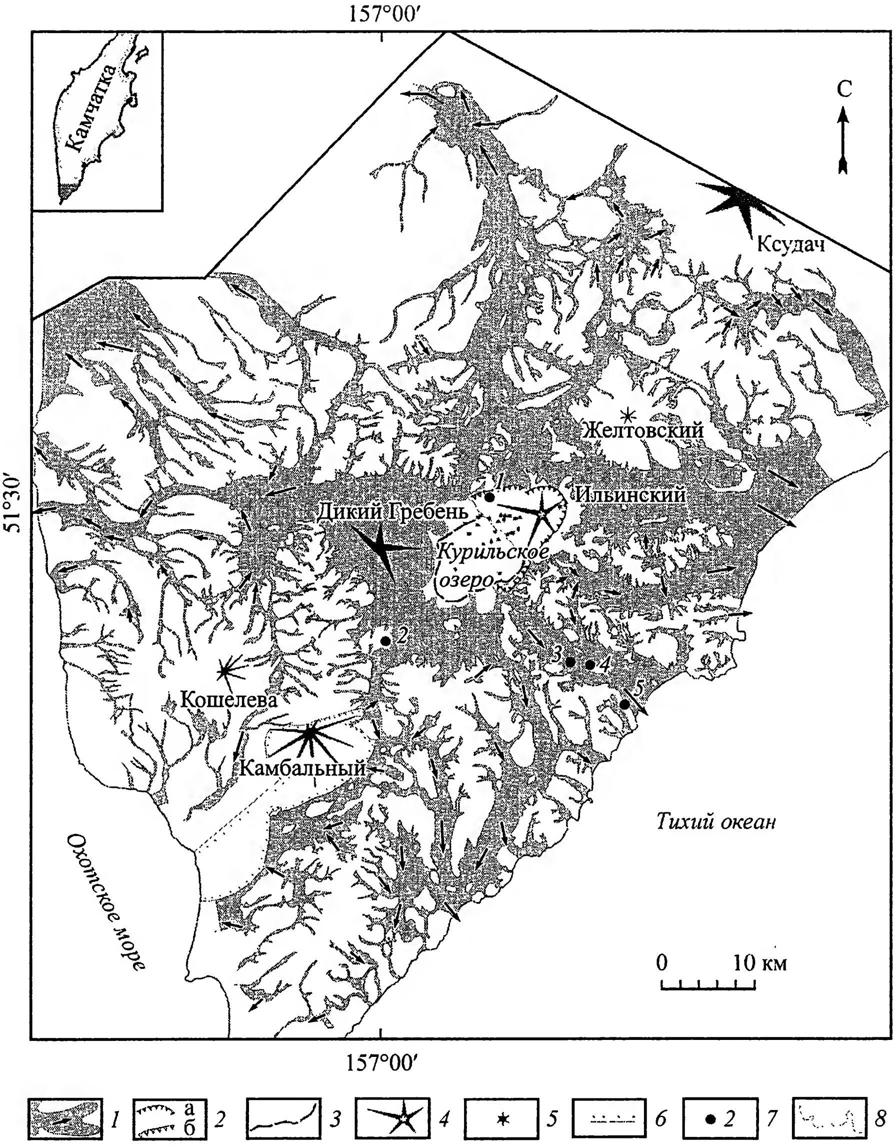

Рис. 1. Схема распространения пирокластических потоков извержения Курильского оз. (КО) (Ponomareva et al., 2004).

1 — отложения пирокластических потоков; *2* — выраженные в рельефе уступы: а) кальдеры извержения КО, б) кальдеры плейстоценового извержения; *3* — подводная часть кальдеры извержения КО; *4* — голоценовые вулканы; *5* — посткальдерные эруптивные центры; *6* — граница отложений вулкана Камбальный, перекрывающих туфы КО; *7* — ключевые участки; *8* — береговая линия Курильского оз.

жения КО распространилась на территории более 3 млн км^2, вплоть до верхнего течения р. Индигирка (Ponomareva et al., 2004).

К настоящему времени опубликовано множество работ по динамике растительности после современных извержений (del Moral, 1983; Tsuyuzaki, 1987; Grishin et al., 1996 и др.). Предлагаемая работа является первой попыткой реконструкции динамики растительности после катастрофического доисторического извержения, не имеющего современных аналогов.

Природные условия

Современный рельеф Южной Камчатки определяется сочетанием разновозрастных вулканических форм и следов позднейплейстоценовых оледенений. Территория представляет собой среднегорную страну с хорошо развитой речной сетью. Большинство крупных речных долин радиально расходится от Курильского оз. и имеет типичную троговую форму с широкими плоскими днищами и крутыми бортами. Относительные превышения водоразделов над днищами долин достигают 500—600 м. Абсолютные отметки водоразделов колеблются от 400 до 1500 м, в целом повышаясь от побережий к центральной части полуострова. К высокогорному ярусу рельефа можно отнести лишь постройки плейстоцен-голоценовых вулканов с абсолютными отметками вершин до 2161 м (вулкан Камбальный). Всего в данном районе насчитывается 5 активных в голоцене вулканов (Брайцева и др., 2001).

Южная Камчатка характеризуется морским климатом, с довольно мягкой зимой (средняя температура января –8 °С) и умеренно теплым летом (средняя температура самого теплого месяца августа около +12 °С). Избыточное увлажнение территории обусловлено интенсивной в течение всего года циклонической деятельностью. Среднегодовое количество атмосферных осадков оценивается в 1000—1500 мм и может достигать 2500 мм на наветренных склонах хребтов, что является максимальным показателем для Камчатки. Высота снежного покрова достигает 2 м, а в защищенных долинах превышает 3 м (Кондратюк, 1974). Широкое распространение многолетних снежников отмечается на абсолютных высотах более 250—300 м, их таяние продолжается в течение всего лета.

Современная растительность Южной Камчатки описана в работах E. Hultén (1974), В. Ю. Нешатаевой (2002). Каменноберезовые (из *Betula ermanii*) леса формируют растительный пояс в диапазоне абсолютных высот от 5—10 м (побережье Тихого океана) до 400 м (долина р. Правый Унканович). Субмеридионально ориентированная долина р. Паужетка выступает западной границей их распространения. Каменноберезняки образуют преимущественно парковые леса с подлеском из *Sorbus sambucifolia*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea*. В травостое обычны виды камчатского крупнотравья, лесные и луговые мезофиты.

Выше лесного пояса до абсолютных отметок 600—700 м располагается субальпийский пояс стлаников. Выделяются две формации: ольховостланиковая (*Alnus fruticosa*) и кедровостланиковая (*Pinus pumila*), при этом ольховники имеют наибольшее площадное распространение. Пространственные взаимоотношения стлаников определяются различной требовательностью к условиям местообитаний. Так, ольховники практически полностью занимают склоны различной крутизны и пологонаклонные водоразделы. Кедровый стланик предпочитает хорошо дренированные участки с меньшим снегонакоплением. Наибольшее распространение имеют ассоциации кедровостлаников кустарниковых (с *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana* в подлеске) и низкотравных (характерны *Maianthemum dilatatum*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*). Среди ольховостлаников преобладают ассоциации ольховников манниковых (*Glyceria-Alnasteretum*) и вейниковых (с *Calamagrostis purpurea*), описанные В. Ю. Нешатаевой (2002). Благодаря высокой конкурентной способности ольховник проникает в выше- и нижерасположенные высотные пояса, образуя сочетания с сообществами, свойственными данным поясам. Так, на пологонаклонных водоразделах, в пределах лесного пояса, обычны сочетания ольховников, каменноберезовых редколесий и разнотравных лугов. В диапазоне высот 700—850 м широко распространены сочетания ольховников и тундровых сообществ.

В горнотундровом поясе преобладают шикшево-голубичные (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*) и лишайниково-вересковые (*Loiseleuria procumbens*, *Cassiope lycopodioides*, *Arctous alpina*) тундры. Участки с более мощным снежным покровом занимают рододендровые (*Rhododendron camtschaticum*), ерниковые (*Betula exilis*) и сиверсиевые (*Sieversia pentapetala*) сообщества. Выше 900—1000 м преобладают группировки с участием *Pennellianthus frutescens*, *Artemisia glomerata*, *Ermania parryoides*.

Луговые сообщества в каждом высотном поясе имеют свои специфические черты. Так, для лесного пояса характерны разнотравные луга (доминируют *Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Artemisia opulenta*) с участием кустарников (*Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea*). В поясе стлаников распространены разнотравно-вейниковые (*Calamagrostis purpurea*, *Cirsium kamtschaticum*) и субальпийские разнотравные луга (преобладают *Parageum calthifolium*, *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*). К интразональным луговым сообществам можно отнести встречающиеся только в узкой прибрежной полосе приморские луга (*Leymus mollis*, *Thermopsis lupinoides*) и крупнотравные луга (*Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Cirsium kamtschaticum*, *Heracleum lanatum*), которые отмечаются во всех растительных поясах на богатых, хорошо увлажненных почвах. Пойменные леса из *Salix udensis* с участием *Alnus hirsuta* обычны во всех крупных речных долинах.

Материал и методы

Комплексные исследования были проведены на 5 ключевых участках (рис. 1), расположенных на различном удалении от центра извержения, и включали детальное изучение разрезов отложений КО и фрагментов почвенно-пирокластического чехла, отбор образцов для палинологического анализа и описание растительных сообществ. Всего было выполнено 45 геоботанических описаний на пробных площадях (10 × 10 м) в пределах ключевых участков и на двух геоботанических профилях. На основе описаний и дешифрирования аэрофотоснимков была выполнена крупномасштабная карта растительности для трех ключевых участков (рис. 2). Названия видов даны по сводке «Сосудистые...» (1985—1996).

На основании материалов изучения отложений КО и имеющихся в вулканологии методик (Smith, 1960; Wilson, Walker, 1981; Moore, Sisson, 1981; Thomas, Sparks, 1992; Bursik, Woods, 1996; Miyabuchi, 1999) нам удалось оценить количественные параметры основных вулканических агентов извержения КО и их поражающее воздействие.

При опробовании разрезов для палинологического анализа применялся метод «сплошного» отбора образцов мощностью 0.5—1 см из межпепловых прослоев, подошвы и кровли отложений КО и горизонтов их флювиального переотложения (рис. 3). Пространственная корреляция данных по ключевым участкам осуществлялась выделением временных срезов (или синхронных уровней) на основе тефрохронологического метода. Были выделены следующие временные срезы: 1) палеопочва, включающая горизонт тефры извержения вулкана Ксудач ($КС_4$) 8800 ^{14}С л. н. (Брайцева и др., 2001); 2) подошва тефры КО, фиксирующая начало извержения 7600 ^{14}С л. н.; 3) кровля туфов КО и переотложенный горизонт, сформированный в течение первых десятков лет после извержения (Камчатка..., 1974); 4) подошва примитивной почвы сразу над туфами КО; 5) кровля примитивной почвы под горизонтами тефры извержения вулкана Дикий Гребень (ДГ I) и (или) одного из первых посткальдерных извержений вулкана Ильинский (ИЛ) (Ponomareva et al., 1995, 2001).

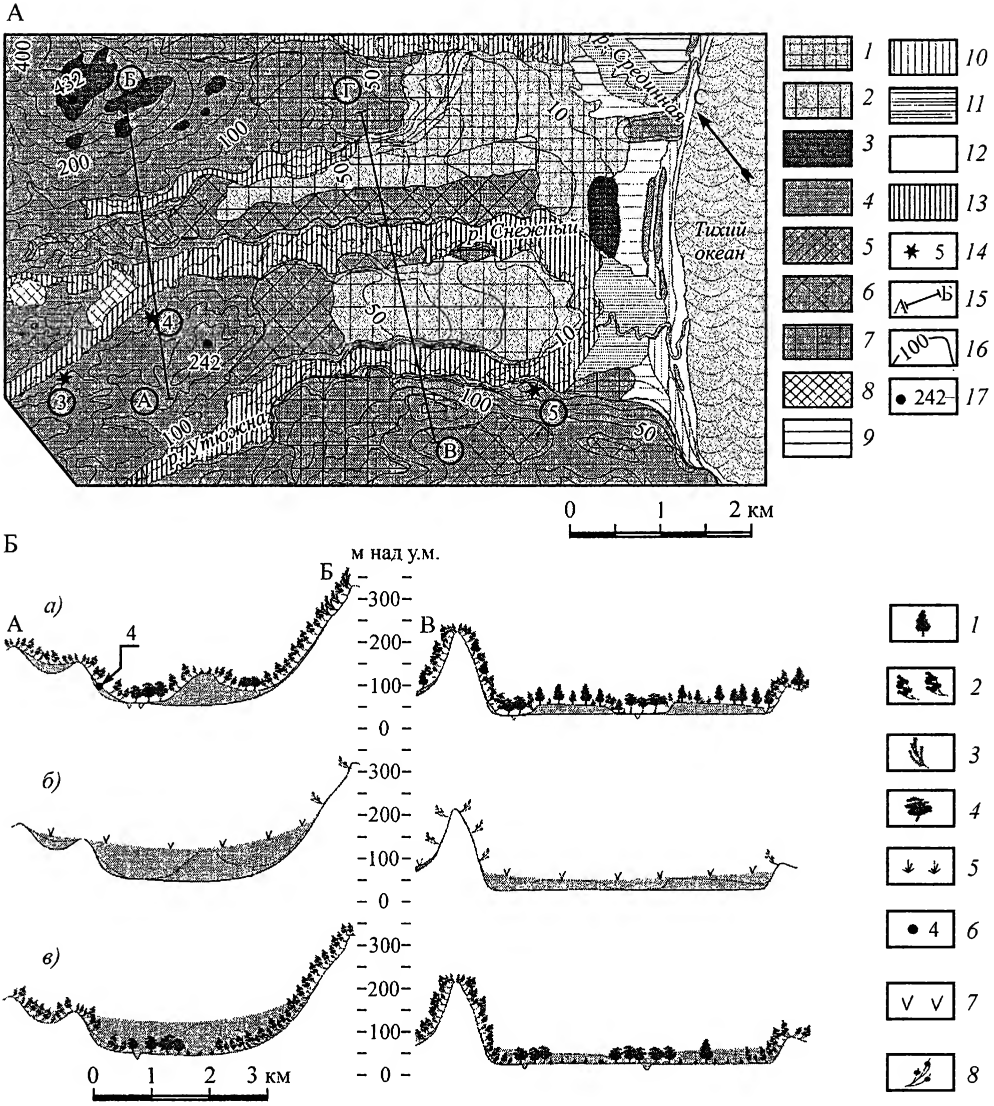

Рис. 2. Растительность ключевых участков 3—5.

А — карта растительности. Каменноберезняки: *1* — сомкнутые разнотравные (сомкнутость 0.5—0.7); *2* — парковые кустарниково-разнотравные (сомкнутость 0.3—0.4). Стланики: *3* — кедровостланики; *4* — ольховники. Сочетания: *5* — ольховников и разнотравно-вейниковых лугов; *6* — ольховников, разнотравных лугов и куртин каменной березы; *7* — ольховников и отдельных деревьев или куртин каменной березы. Луга: *8* — разнотравные; *9* — приморские разнотравные с участием кустарников; *10* — приморские разнотравно-колосняковые; *11* — приморские колосняковые. Прочая растительность: *12* — разреженные группировки морских побережий; *13* — пойменные ивняки; *14* — ключевые участки; *15* — геоботанические профили; *16* — горизонтали (в диапазоне высот 0—50 м — через 10 м, выше 50 м — через 50 м); *17* — абсолютные отметки основных вершин. Б — поперечные профили. Растительность на временных срезах: *а)* современная; *б)* реконструированная, после извержения; *в)* реконструированная, до извержения. *1* — каменноберезняки; *2* — ольховники; *3* — кедровостланики; *4* — пойменные ивняки; *5* — луга; *6* — точка отбора образцов на ключевом участке 4; *7* — зона первичной сукцессии; *8* — зона вторичной сукцессии. Серым цветом показаны: на *а)* — мощности отложений пирокластических потоков в настоящее время; на *б)* и *в)* — реконструированные мощности отложений пирокластических потоков сразу после извержения; пунктиром показаны их мощности в настоящее время.

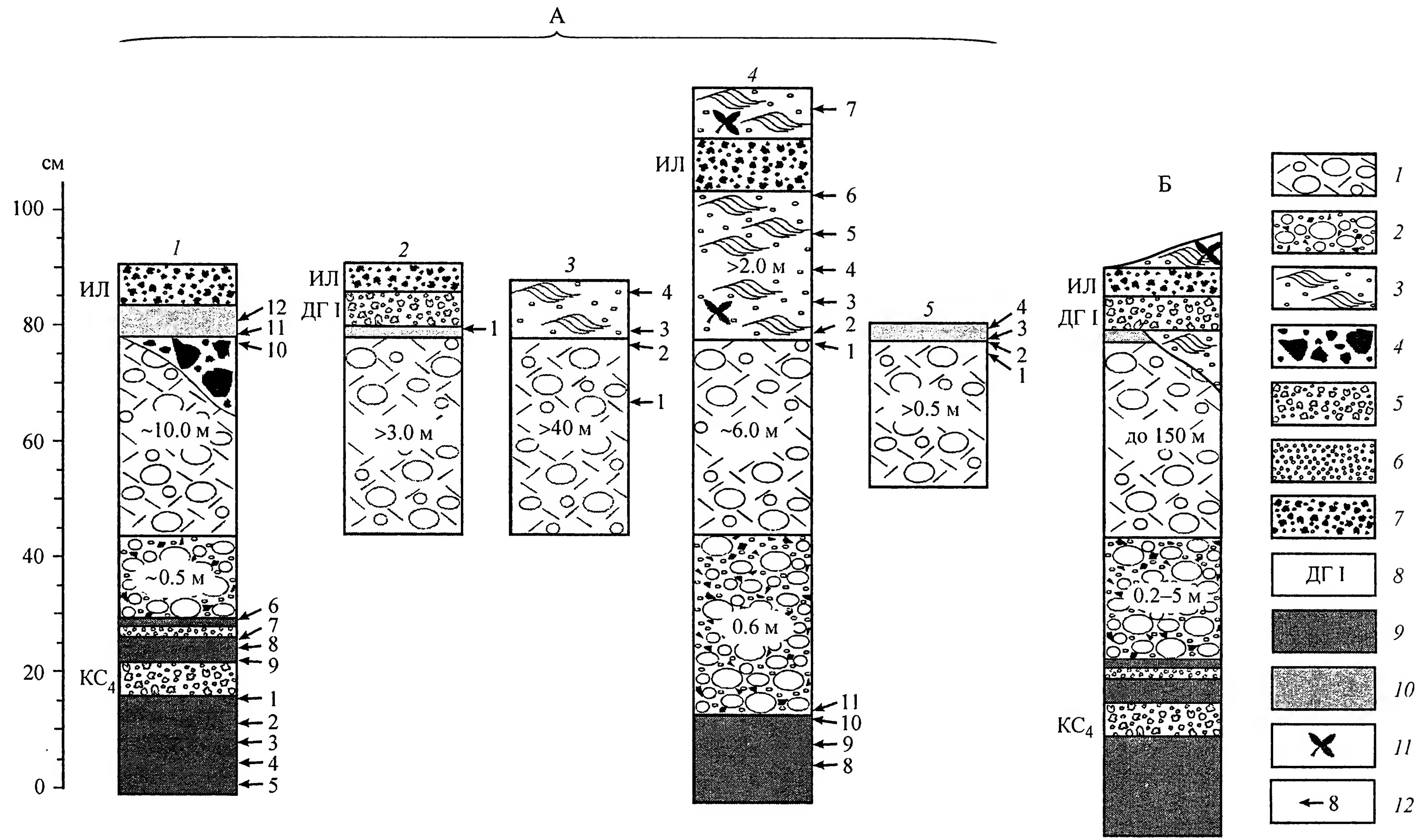

Рис. 3. Разрезы почвенно-пирокластических чехлов.

А — разрезы на ключевых участках; Б — сводный разрез. *1* — туфы КО; *2* — тефра КО; *3* — флювиальные отложения; *4* — отложения обвалов; *5* — грубая тефра кислого состава; *6* — тонкая тефра кислого состава; *7* — грубая тефра основного состава; *8* — индексы пеплов-маркеров; *9* — палеопочва; *10* — примитивная почва; *11* — растительные остатки; *12* — места отбора образцов и их номера.

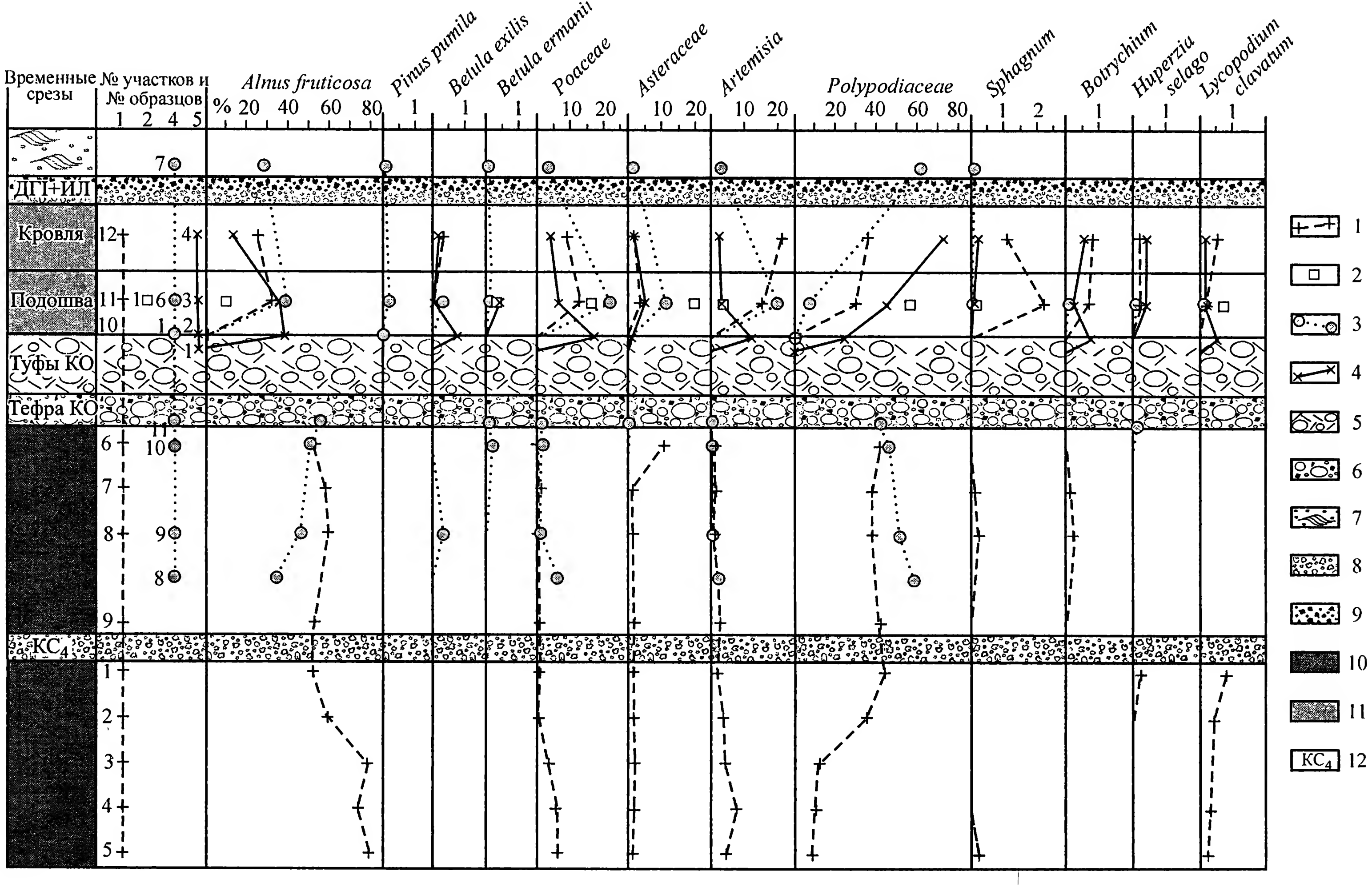

Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма (основные таксоны): характеристика ключевых участков на временных срезах.

Участки: *1* — № 1; *2* — № 2; *3* — № 4; *4* — № 5. *5*—*12* — см. условные обозначения к рис. 3.

Обработка спорово-пыльцевых образцов проводилась по стандартной методике (Faegri, Iversen, 1989). Всего по 5 разрезам было изучено 32 образца, из них 22 содержали достаточное для расчета процентных соотношений количество пыльцы и спор (500—600 зерен). 10 образцов, преимущественно из отложений КО, отличались низкой относительной концентрацией (3—125 зерен) или полным их отсутствием (2 образца). Расчет процентного содержания компонентов спорово-пыльцевого спектра (СПС) проводился от общей суммы пыльцы и спор, результаты представлены в диаграмме (рис. 4). Относительная концентрация оценивалась по количеству пыльцы и спор на единицу площади покровного стекла препарата и выражалась условно. Процентные соотношения в СПС с низкой относительной концентрацией не определялись, однако данные по абсолютному количеству пыльцы таксонов использовались в дальнейшей обработке.

Корреляция данных по синхронным уровням позволила рассмотреть как временну́ю (хроноряд), так и экотопическую (топоряд) последовательность СПС. Хроноряд объединяет спектры преимущественно с низкой относительной концентрацией по участкам 3—5 из кровли отложений КО и переотложенного горизонта, сопоставленные на основе их сходства (табл. 1). Таким образом, хроноряд отражает смену начальных стадий зарастания и дает представление о ходе биогеоценотического процесса во времени. Топоряд объединяет данные по всем участкам, сопоставленные по временным срезам (табл. 2). Это позволяет выявить пространственную неоднородность биогеоценотического процесса в зависимости от различной степени поражения растительности и конкретных параметров экотопов.

Все таксоны СПС по дальности транспортировки от их источников были объединены в 3 группы: региональные, экстралокальные и локальные. Выделение групп по данному признаку проводилось на основе качественной характеристики таксонов по изменчивости их содержаний в СПС (Janssen, 1973; Yonebayashi, 1996; Дирксен, 1999). К региональным таксонам были отнесены *Betula ermanii* и *Pinus pumila*. Дальность переноса пыльцы этих видов мы ограничиваем районом исследований. Группа экстралокальных таксонов включает *Alnus fruticosa*, *Betula exilis, Salix*, *Artemisia*, *Polypodiaceae*, *Lycopodiaceae*, *Huperzia selago*, дальность переноса которых ограничивается масштабами речной долины и прилегающих водоразделов. Группа локальных компонентов объединяет все остальные недревесные и споровые таксоны, источником которых является конкретное растительное сообщество. Ботаническая интерпретация результатов основывалась на данных 16 поверхностных проб (верхние 0.5—1 см современной почвы), позволивших оценить соотношение между СПС и соответствующим растительным сообществом.

Результаты и их обсуждение

Реконструкция растительности до извержения КО

Последовательность СПС из палеопочвы под пеплом КС$_4$ характеризует естественную динамику растительности под воздействием климатических изменений в период вулканического покоя (Ponomareva et al., 2001). Господствуют сомкнутые злаковые ольховники, площади которых к концу периода заметно сокращаются (рис. 4), что, возможно, связано с похолоданием климата (Егорова, 1990). Выпадение тефры КС$_4$ практически не повлияло на растительность, и к моменту извержения КО здесь по-прежнему преобладают ольховостланиковые сообщества.

ТАБЛИЦА 1

Хронoряд спорово-пыльцевого спектра (СПС): начальные стадии зарастания

Стадия первичной сукцессии	1-я стадия						2-я стадия		3-я стадия			
№ участка (№ образца)	4 (1)	5 (1)	4 (2)	3 (3)	4 (3)	3 (4)	4 (4)	4 (5)	4 (6)		5 (2)	
Относительная концентарция	+	+	+	+	+	+	++	++	++++		+++	
Содержание таксонов (# или %)	#	#	#	#	#	#	#	#	#	%	#	%
Pinus pumila	1			1		2	3		2	0.2		
Alnus fruticosa			4	1	1	5	31	21	371	38.8	225	38.1
Betula exilis			1			1	4	2	4	0.4	5	0.8
Betula ermanii									2	0.2		
Salix											2	0.3
Poaceae			2	1	1	3	2	1	212	22.2	101	17.1
Cyperaceae			1		2		7	28				
Plantago				1								
Persicaria amphibia						1						
Thalictrum									4	0.4		
Heracleum									3	0.3	3	0.5
Scrophulariaceae									29	3	1	0.2
Stellaria									1	0.1		
Chamerion angustifolium									1	0.1		
Cichorioideae									1	0.1		
Asteraceae									51	5.3	6	1
Cirsium									3	0.3	1	0.2
Artemisia							2		190	19.9	78	13.2
Polypodiaceae	10	3	8	4	5	21	70	33	67	7	157	26.6
Bryales			2					2			1	0.2
Sphagnum							1	1	1	0.1		
Botrychium									1	0.1	4	0.7
Lycopodium clavatum					1		3		1	0.1	3	0.5
L. annotinum							1		1	0.1		
Huperzia selago							1		1	0.1		
Всего	11	3	18	8	10	33	125	88	946		587	

Примечание. Относительная концентрация: + — очень низкая, ++ — низкая, +++ — средняя, ++++ — высокая. Содержание таксонов: # — абсолютное количество пыльцы и спор, % — их процентное содержание.

Близкий состав СПС на участках 1 и 4, характеризующих различные высотные пояса, свидетельствует об однородности растительного покрова территории в целом. Каменная береза впервые появляется на юго-востоке района непосредственно перед извержением КО, вероятно, в виде отдельных растений или их групп. Ее появление в этот период отмечается также в долине р. Паужетка и, по-видимому, связано с благоприятными климатическими условиями (Егорова, 1980).

Состав компонентов спектра из подошвы тефры КО позволяет сделать предположение о времени (сезоне) начала извержения. Отмечаются повышенное содержание пыльцы ольховника, присутствие пыльцы ивы и каменной березы, единичное участие пыльцы травянистых таксонов (рис. 4). Таким образом, выпадение тефры произошло в начале сезона вегетации, возможно, в июне, когда цветут ольховый стланик, ивы и каменная береза (Шамшин, 1999), в то время как массовое цветение травянистых растений еще не началось.

ТАБЛИЦА 2

Топоряд спорово-пыльцевого спектра (СПС): сопоставление по временным срезам

Временные срезы	Кровля отложений КО			Подошва примитивной почвы								Кровля примитивной почвы			
№ участка (№ образца)	5 (2)		4 (4)	5 (3)		4 (6)		1 (11)		2 (1)		5 (4)		1 (12)	
Относительная концентарция	+++		++	++++		++++		++++		+++		++++		+++	
Содержание таксонов (# или %)	#	%	#	#	%	#	%	#	%	#	%	#	%	#	%
Pinus pumila			3			2	**0.2**								
Alnus fruticosa	225	**38.1**	31	412	35.8	371	**38.8**	187	**32**	49	**8.6**	70	13.1	160	25.2
Salix	2	**0.3**		1	0.1										
Betula exilis	5	**0.8**	4	1	0.1	4	**0.4**					1	0.2	1	0.2
B. ermanii				4	0.3	2	**0.2**			1	**0.2**				
Poaceae	101	**17.1**	2	77	6.7	212	**22.2**	74	**12.6**	92	**16.2**	23	4.3	58	9.1
Cyperaceae			7												
Thalictrum				6	0.5	4	**0.4**	3	**0.5**	9	**1.6**			2	0.3
Geum								11	**1.9**	2	**0.4**	1	0.2	8	1.3
Sieversia								1	**0.2**					2	0.3
Polygonaceae								1	**0.2**						
Apiaceae										1	**0.2**				
Heracleum	3	**0.5**		34	3	3	**0.3**	1	**0.2**	2	**0.4**	16	3	1	0.2
Rubiaceae														1	0.2
Scrophulariaceae	1	**0.2**		14	1.2	29	**3**	5	**0.9**			2	0.4	3	0.5
Stellaria						1	**0.1**								
Chamerion angustifolium						1	**0.1**					1	0.1		
Cichorioideae						1	**0.1**	1	**0.2**						
Asteraceae	7	**1.2**		29	2.6	54	**5.6**	11	**1.9**	55	**9.7**	5	1	6	1
Artemisia	78	**13.2**	2	37	3.2	190	**19.9**	91	**15.6**	21	3.7	14	2.6	135	21.3
Polypodiaceae	157	**26.6**	70	519	45.1	67	7	174	**29.7**	322	**56.7**	388	72.8	233	36.8
Sphagnum			1	1	0.1	1	**0.1**	13	**2.2**	1	**0.2**	1	0.2	7	1.1
Botrychium	4	**0.7**		1	0.1	1	**0.1**	4	**0.7**			3	0.6	5	0.8
Huperzia selago			1	5	0.4	1	**0.1**	1	**0.2**			2	0.4	1	0.2
Lycopodium clavatum	3	**0.5**	3	2	0.2	1	**0.1**	1	**0.2**	4	**0.7**	1	0.2	3	0.5
L. annotinum			1			1	**0.1**	1	**0.2**	2	**0.4**	4	0.8	1	0.2
Bryales	1	**0.2**													
Всего	587		125	1143		946		580		561		532		627	

Примечание. Полужирным шрифтом выделены ЗСПС на разных участках. Условные обозначения — см. в примечании к табл. 1.

Анализ пространственного распределения отложений КО позволил выделить две зоны с различной степенью поражения растительности в зависимости от комбинации воздействий основных вулканических агентов.

Зона I (зона тотального поражения) ограничивается ареалом распространения туфов КО и охватывает днища всех речных долин территории (рис. 1). В пределах этой зоны произошло погребение и полное уничтожение почвенно-растительного покрова пирокластическими потоками, мощность отложений которых в настоящее время достигает 150 м, а их начальная температура, по нашим оценкам, составляла 350—600 °С и могла оставаться высокой в течение длительного времени (Hildreth, 1983).

Зона II (зона сильного поражения) охватывает водоразделы, склоны и части бортов долин выше уровня поверхности туфов. В пределах этой зоны поражение почвенно-растительного покрова имело мозаичный характер, обусловленный комбинированным воздействием пеплопадов и пирокластических волн. Мощность выпавшей тефры в районе исследований составила от 30—40 см на побережье Тихого океана до 5 м и более вблизи кальдеры. Таким образом, поражение растительности в результате пеплопадов было неоднородным: от полного уничтожения (при мощности тефры более 70—100 см) до частичного (30—40 см), когда некоторые виды растений сохраняют жизнеспособность (Манько, Сидельников, 1989; Grishin et al., 1996). Температура выпавшей тефры местами была достаточно высока (100—200 °С), чтобы иссушить погребаемую растительность. Раскаленные пирокластические волны, скорость распространения которых достигала, по нашим оценкам, 140—150 м/с, не только вызывали пожары (Fenner, 1923), но и полностью уничтожали почвенно-растительный покров на выпуклых элементах рельефа в результате интенсивного абрадирующего воздействия (Sparks et al., 1997; Saucedo et al., 2002). Среди постэруптивных процессов в зонах I и II необходимо отметить активизацию эрозионной и эоловой деятельности.

Первичная сукцессия

Зону I, охватывающую площадь распространения долинных туфов, можно назвать зоной первичной сукцессии. Длительное остывание поверхности туфов, нарушение механизмов удержания атмосферной влаги в приповерхностном слое, химическая агрессивность пемзовых отложений — все это создавало неблагоприятные условия для поселения растений. Палинологические данные (табл. 1) позволяют охарактеризовать ранние стадии первичной сукцессии. 1-я стадия выделяется по группе СПС с очень низкой относительной концентрацией. Она представлена преимущественно пыльцой заносных таксонов, к локальным относятся только *Poaceae* и *Cyperaceae*, а также единичные зерна *Plantago* и *Persicaria amphibia*, практически не встречающиеся в СПС сформированной растительности. Низкое содержание локальных компонентов в спектрах 1-й и 2-й стадий позволяет говорить только о единичных поселенцах, появившихся к этому времени в зоне I. Однако разнообразие компонентов постепенно увеличивается, и в СПС 2-й стадии появляются споровые таксоны. Следует отметить устойчивый рост содержания пыльцы *Cyperaceae* и его преобладание над *Poaceae* на участке 4, в то время как в спектрах участков 3 и 5 пыльцы осоковых не обнаружено. Участие видов осок в первичной сукцессии на участке 4, возможно, связано с существованием здесь временных водоемов, что подтверждается характером отложений и нашими находками в них диатомовых водорослей.

3-я стадия характеризуется значительным повышением относительной концентрации и выделяется достаточно отчетливо на всех участках по пику содержаний сразу нескольких компонентов (табл. 1, 2). Среди экстралокальных таксонов отмечается резкое повышение роли *Alnus fruticosa* и *Artemisia*, среди локальных — прежде всего, *Poaceae*. Разнообразие локальных компонентов существенно возрастает, но в целом преобладают пионерные виды и злаки. Растительный покров остается несомкнутым, поскольку участие заносных компонентов в СПС по-прежнему значительно (Дирксен, 1999). К пионерным таксонам мы относим *Chamerion angustifolium*, *Stellaria* (возможно, *Stellaria eschscholtziana*), *Scrophulariaceae* (возможно, *Pennellianthus frutescens*). Все эти виды участвуют в пионерной стадии первичной сукцессии после извержения вулкана Ксудач в 1907 г. (Grishin et al., 1996). Однако последние два вида, обычные в высокогорье, сейчас на высотах участков 3—5 не встречаются. *Chamerion angustifolium* легко расселяется как семенами, так и подземными побегами и относится к типичным пионерным видам. Этот таксон никогда не бывает обильным в СПС, поэтому присутствие даже единичных зерен служит индикатором его участия в составе растительности. Виды *Asteraceae* также можно рассматривать в качестве пионерных (Wood, del Moral, 1987, 1988). Активное участие ряда видов этого семейства в заселении первичных субстратов связано с морфологией семян, обеспечивающей их способность к транспортировке на большие расстояния. Кроме того, некоторые виды *Asteraceae* (например, *Anaphalis margaritacea*) способны быстро колонизировать свободные территории путем вегетативного размножения и образования клонов (del Moral, Wood, 1993). Сейчас этот вид встречается на осыпях и незадернованных склонах территории. Присутствие в СПС пыльцы *Thalictrum* (возможно, *T. minus*) и *Heracleum* (*H. lanatum*) можно рассматривать как появление луговых мезофитов в составе пионерных группировок. Среди злаков в числе поселенцев, по-видимому, были: *Lerchenfeldia flexuosa*, легко расселяющаяся семенами, один из основных видов серийной растительности на вулкане Ксудач (Grishin et al., 1996); *Calamagrostis purpurea*, один из доминантов современной растительности территории и участник первичной сукцессии в других районах Камчатки (Манько, Сидельников, 1989).

Характерный набор пыльцевых таксонов 3-й стадии позволяет легко распознавать ее в СПС разных участков (табл. 2) и использовать в качестве своеобразного «репера». Так, на участке 5 она выражена уже в СПС из кровли отложений КО, тогда как на участках 1, 2, 4 эта стадия отмечается позже. Это позволяет предположить, что темпы восстановления растительности на участке 5, наиболее удаленному от эруптивного центра, были самыми высокими.

Отличительной чертой 3-й стадии является преобладание злаков над типичными пионерными видами. Поэтому сопоставить ее напрямую с пионерной стадией первичной сукцессии после современных извержений (Wood, del Moral, 1988; Tsuyuzaki, del Moral, 1995; Grishin et al., 1996) не представляется возможным. Характер и длительность реконструируемых нами смен могли существенно отличаться от описанных в литературе вследствие разномасштабности воздействия инициирующих эти смены извержений. В любом случае выраженность 3-й стадии в СПС, характеризующей различные типы отложений и временные срезы, высотные пояса и экотопы, позволяет рассматривать ее в качестве пионерной в широком смысле. С одной стороны, ослабление процессов эрозии и образование более устойчивых субстратов положили начало накоплению органического материала и процессу почвообразования, с другой — набор видов растительных группировок пока имеет случайный характер и не определяется климатическими и эдафическими факторами.

На более поздних стадиях первичной сукцессии наблюдаются сокращение участия пионерных видов и появление более приспособленных к конкретным условиям экотопов растений (табл. 2). Так, на участках 1 и 2 отмечаются горнотундровые (*Sieversia pentapetala*, таксон *Sieversia*) и горнолуговые (*Parageum calthifolium*, таксон *Geum*) виды, на участке 5 резко повышается роль *Polypodiaceae*. Уменьшение содержания пыльцы *Alnus fruticosa* после 3-й стадии мы рассматриваем как общую тенденцию сокращения доли заноса в СПС по мере повышения роли локальных таксонов. В целом можно заключить, что к концу периода формирования примитивной почвы растительный покров в зоне I оставался слабо сомкнутым, а в состав группировок входили преимущественно семенные и споровые растения травянистого облика. Расселение кустарников и деревьев проходило медленно, и к концу данного периода в зоне I не было взрослых растений, способных к цветению и семеношению.

Вторичная сукцессия

Постоянное присутствие заносной пыльцы *Alnus fruticosa* в СПС 1—3-й стадий первичной сукцессии свидетельствует о наличии переживших извержение взрослых, способных цвести растений в пределах данной территории. Ольховый стланик достаточно устойчив к воздействию пеплопадов, отдельные его экземпляры выживают при мощности выпавшей тефры более 70—80 см (Манько, Сидельников, 1989). Он обладает способностью восстанавливаться вегетативно при условии сохранения корневой системы. Мы допускаем, что некоторые экземпляры ольховника могли сохранить жизнеспособность на участках по периферии пеплопадов в зоне II, где температура тефры была близка к атмосферной (Thomas, Sparks, 1992), а ее слой, выпавший на ранних стадиях извержения, предохранил корневую систему растений от воздействия пирокластических волн. Кроме того, отдельные его экземпляры могли выжить на вогнутых склонах, где снежники защитили растения от теплового поражения (del Moral, 1983). Так высокое содержание пыльцы *Alnus fruticosa* в СПС участка 1, расположенного вблизи кальдеры и подвергшегося наиболее интенсивному вулканическому воздействию, свидетельствует о начале восстановления ольховника сразу после извержения. Его экземпляры в подобных условиях могли сохраниться, по-видимому, только под мощными снежниками, и это допущение вполне вероятно, поскольку многолетние снежники существуют на участке 1 и в настоящее время.

Таким образом, вегетативная регенерация ольхового стланика могла проходить на участках с благоприятными условиями в пределах всей зоны II, что подтверждается палинологическими данными. Содержание пыльцы *Alnus fruticosa* в СПС первичной сукцессии меньше (8.6—38.8 %), чем в СПС до извержения (более 50 %) и в поверхностных пробах из современных ольховниковых сообществ (более 57 %). Следовательно, во всех спектрах первичной сукцессии *Alnus fruticosa* выступает экстралокальным таксоном, содержание которого изменяется синхронно с таковым других заносных компонентов. Постепенное повышение роли *Alnus fruticosa* в СПС первичной сукцессии, охватывающей днища долин, можно рассматривать как отражение процесса вегетативного восстановления ольховника на бортах этих долин, или вторичной сукцессии (Antos, Zobel, 1985; Tsuyuzaki, 1991; Tsuyuzaki, Haruki, 1996).

С механизмом вегетативной регенерации, по-видимому, связано расселение и ряда других видов. К ним можно отнести длиннокорневищные злаки родов *Calamagrostis* и *Leymus*, древесные и кустарничковые ивы. Последние способны прорастать сквозь толщу пирокластики мощностью до 30 см (Быкасов, 1990). Присутствие пыльцы *Salix* в СПС после извержения, возможно, связано с возобновлением видов ив в зоне II.

Таким образом, вторичная сукцессия, связанная с вегетативной регенерацией растений, развивалась на склонах в пределах зоны II, где происходило быстрое уменьшение мощности выпавшей пирокластики за счет активизации склоновых процессов, и могла охватывать участки даже с сильным вулканическим поражением. Расселение ольхового стланика способствовало обогащению ювенильных вулканогенных субстратов органическим материалом и созданию благоприятных условий для поселения других растений. Скорость вторичной сукцессии могла быть достаточно высокой, поскольку вегетативное возобновление через сохранившуюся в погребенной почве корневую систему позволяет использовать ресурсы этой почвы и не испытывать недостатка в питательных веществах.

Источники возобновления растений

Бóльшую часть видов нижних ярусов растительных сообществ, а также *Pinus pumila* и *Betula exilis* можно отнести к категории наиболее чувствительных к вулканическому воздействию и не способных к вегетативной регенерации растений. Они погибают при мощности выпавшей пирокластики 15—30 см (del Moral, 1983; Antos, Zobel, 1985; Быкасов, 1990; Grishin et al., 1996), и, следовательно, на большей части территории были полностью уничтожены. Тем не менее, пыльца и споры видов растений данной группы присутствуют в СПС ранних стадий первичной сукцессии. Огромные размеры зоны поражения не позволяют предполагать, что поступление семян, транспортируемых из-за ее пределов, могло быть существенным. Следовательно, в пределах этой зоны существовали рефугиумы, в которых сохранились способные к репродукции местные растения, и именно они играли основную роль в заселении первичных субстратов.

Присутствие в пыльцевом дожде вскоре после извержения таких таксонов, как *Pinus pumila*, *Betula exilis*, *Sieversia pentapetala*, *Parageum calthifolium*, *Lycopodium annotinum*, *Huperzia selago* (табл. 1), позволяет предположить, что рефугиумы растений, их источников, представляли собой уцелевшие в зоне II фрагменты субальпийских и горнотундровых сообществ. Сохранение высокогорных рефугиумов, по-видимому, было обусловлено неравномерным характером поражения в условиях расчлененного рельефа, а также наличием снежников, еще достаточно мощных в это время года (извержение началось, предположительно, в июне), чтобы предохранить растительность от теплового поражения. Кроме того, быстрый снос пирокластики в условиях высокогорья за счет интенсивности эрозионных и склоновых процессов мог приводить к выведению на дневную поверхность фрагментов погребенной почвы. На таких участках семенной банк погребенной почвы можно рассматривать как дополнительный источник возобновления растений (Tsuyuzaki, 1987; Tsuyuzaki, Goto, 2001). Растения, участвующие во вторичной сукцессии, также могли выступать источниками семян, что в какой-то мере определяло скорость и направленность первичной сукцессии на прилегающих участках. Однако виды этой группы и, прежде всего, ольховый стланик, требовательны к наличию питательных веществ, их всходы не приспособлены к выживанию в экстремальных условиях зоны I (Wood, del Moral, 1987; Хоментовский, 1995). Следовательно, эти виды могли участвовать в первичной сукцессии лишь на более поздних стадиях, когда процесс почвообразования уже начался.

Таким образом, наличие высокогорных рефугиумов определяло своеобразие первичной сукцессии после извержения КО: миграция пионерных видов шла из верхних растительных поясов в нижние. Восстановление растительности после современных извержений стратовулканов происходит наоборот, «снизу вверх», и в этом случае расселение пионерных видов существенно ограничивают гидротермические параметры вышерасположенных растительных поясов (Wood, del Moral, 1988). Миграция поселенцев в обратном направлении, по-видимому, климатически менее ограничена и может проходить быстрее.

Восстановление каменной березы

Каменная береза впервые появилась в окрестностях Курильского оз. непосредственно перед извержением КО (рис. 4). Этот вид является одним из наиболее чувствительных к воздействию пеплопадов и погибает при выпадении пирокластики мощностью около 20 см (Манько, Сидельников, 1989). По другим источникам, отдельные ее деревья могут выжить даже при мощности тефры до 70 см (Grishin et al., 1996). В любом случае полученные нами данные не позволяют говорить о существовании выживших взрослых экземпляров *Betula ermanii*, поскольку во всех СПС сразу после извержения (табл. 1, 2) ее пыльца отсутствует. Можно предположить, что способные цвести деревья каменной березы появляются в районе исследований только ко времени начала почвообразования в зоне I (табл. 2). Участие ее пыльцы в спектрах невелико (0.2—0.3 %), однако и в поверхностных пробах, отобранных вблизи каменноберезняка на участка 5, содержание пыльцы *Betula ermanii* не превышает 3.4 %. В СПС из кровли примитивной почвы пыльца каменной березы не обнаружена. Однако это связано не с ее исчезновением из состава растительности, а с общим сокращением доли заносных таксонов в спектрах.

Интересно отметить, что пыльца *Betula ermanii* чаще встречается в СПС юго-востока территории, где воздействие извержения КО было наименьшим (участки 4 и 5). Это позволяет предположить, что распространение каменной березы после извержения шло от побережья Тихого океана в глубь полуострова. Косвенным подтверждением этому может служить современное внутрипоясное распределение каменноберезовых сообществ (рис. 2, А). Массивы сомкнутых лесов приурочены к выходам троговых долин на тихоокеанское побережье в пределах высотного диапазона 5—50 (100 м); выше преобладают парковые каменноберезняки и редколесья, а затем — отдельные деревья и их группы, образующие сочетания растительности с ольховниками и луговыми сообществами.

Основной чертой современного пространственного распределения каменноберезовых лесов выступает их четко выраженная приуроченность к отложениям пирокластических потоков КО в крупных речных долинах (рис. 2). Таким образом, лесной высотный пояс имеет разорванный характер. Подобная закономерность позволяет предположить, что распространение каменной березы определяется не только климатическими факторами, но и характером подстилающего субстрата, а также ее взаимоотношениями с другими эдификаторами и, прежде всего, ольховым стлаником.

После извержения КО ольховник восстанавливался на склонах и зависимость от наличия благоприятных эдафических условий ограничивала его участие в заселении поверхности туфов. Каменная береза, напротив, менее требовательна к субстрату и обладает высокой скоростью постэруптивного распространения. Так, всходы *Betula ermanii* при наличии источников семян участвуют в составе группировок уже на ранних стадиях первичной сукцессии как на мощных отложениях тефры (Grishin et al., 1996), так и на отложениях пирокластических потоков (Манько, Сидельников, 1989). Мы предполагаем, что всходы каменной березы входили в состав группировок уже на 3-й стадии первичной сукцессии, постепенно распространяясь по днищам долин от тихоокеанского побережья к центру полуострова. Современная приуроченность основных массивов каменноберезняков отмечается, прежде всего, к широким троговым долинам (рис. 2, Б), где первичная сукцессия развивалась в самых неблагоприятных условиях и медленнее всего (Wood, del Moral, 1987, 1988). Участие в ней ольховника было минимальным.

Конкурентоспособность ольхового стланика очень высока, и в зонах контакта с другими растительными сообществами он способен вытеснять не только луговые и тундровые ассоциации, но и успешно конкурировать с сообществами таких эдификаторов, как *Pinus pumila* и *Betula ermanii*. Климатические условия территории являются оптимальными для этого вида. Следовательно, при сходстве экологических требований ольхового стланика и каменной березы (Шамшин, 1999) распространение последней в данном районе не могло быть обусловлено только благоприятными климатическими факторами. По-видимому, необходимыми условиями были также ослабление конкурентоспособности ольховника и появление свободных территорий, что стало возможным в результате извержения КО. Таким образом, мы полагаем, что распространение каменноберезовых сообществ на Южной Камчатке является следствием катастрофического извержения КО и связано с особенностями постэруптивных сукцессий в климатических условиях, не препятствующих этому распространению.

Скорость восстановления растительности

Особый интерес представляет вопрос о темпах постэруптивного восстановления растительности на столь обширной территории. Так, современное заселение гораздо меньших площадей, даже при наличии близких источников обсеменения, происходит очень медленно и ограничено целым рядом факторов (Wood, del Moral, 1987, 1988; Манько, Сидельников, 1989).

Низкое содержание гумуса в примитивной почве не позволяет определить ее возраст традиционным радиоуглеродным методом. Датировать органогенные горизонты, сформированные непосредственно на отложениях КО, удалось лишь на значительном удалении от центра извержения. Так, в 50 км от кальдеры возраст основания торфяника составил 7200 ^{14}C л. н., а в 30 км — всего только 6300 ^{14}C л. н. (Ponomareva et al., 2001). Таким образом, даже на периферии пораженной территории потребовалось не менее 400 лет для образования органогенных отложений. Формирование примитивной почвы требовало, по-видимому, меньше времени. Так, зрелый гумусовый горизонт на отложениях маломощной тефры формируется за 100—150 лет (Захарихина, 2004). Следовательно, с учетом времени, необходимого для остывания поверхности туфов (первые десятки лет после извержения (Hildreth, 1983)), а также неблагоприятных в целом условий для первичного накопления органического материала можно определить время формирования примитивной почвы в пределах не менее 100—150, но не более 400 лет.

В качестве косвенных данных о скорости первичной сукцессии можно рассматривать появление источников пыльцы *Betula ermanii* в окрестностях Курильского оз. на временном срезе, соответствующем началу почвообразования. Существование отдельных взрослых деревьев, переживших извержение, маловероятно, и это подтверждается палинологическими данными. Поселение всходов *Betula ermanii* в стрессовых условиях сразу после извержения также вряд ли было возможно. Например, к моменту поселения первых берез (не погибших к настоящему времени) на мощных отложениях тефры извержения вулкана Ксудач в 1907 г. прошло не менее 37 лет (Grishin et al., 1996). Период цветения и семеношения каменной березы наступает в возрасте 60—100 лет (Шамшин, 1999). Следовательно, ко времени начала почвообразования в зоне I (или 3-й стадии первичной сукцессии) после извержения КО прошло не менее 100—150 лет.

Наиболее близким современным аналогом динамики растительности после извержения КО можно, по-видимому, считать таковую после извержения Новарупта-Катмаи в 1912 г. на Аляске. Спустя 90 лет здесь, на поверхности многометровых туфов, выражены лишь ранние стадии первичной сукцессии (Fierstein, Hildreth, 2001), которые можно сопоставить с 1—2 стадиями, выделенными нами по СПС. Активное восстановление кустарниковой растительности на склонах, наблюдаемое сейчас на Аляске, можно рассматривать как современный аналог процесса вегетативной регенерации ольхового стланика. В целом скорости вторичной сукцессии приблизительно в 3—4 раза выше, чем первичной (Манько, Сидельников, 1989), что могло существенно ускорить общие темпы восстановления растительности после извержения КО.

Заключение

В данной работе нами впервые проведена реконструкция динамики растительности после катастрофического вулканического извержения и проанализированы возможные ее механизмы и темпы. В пределах района исследований было выделено две зоны с различным воздействием основных вулканических агентов: зона I, где поражение почвенно-растительного покрова было тотальным, и зона II, с сильным, но мозаичным поражением. В результате извержения КО бóльшая часть Южной Камчатки превратилась в вулканическую пустыню, однако здесь сохранились рефугиумы растений и основную роль в процессе восстановления играли выжившие местные виды. В ходе первичной сукцессии на поверхности туфов КО в зоне I формировались пионерные группировки; источниками их возобновления выступали растения из рефугиумов и семенной банк погребенной почвы в зоне II. Скорости первичной сукцессии были сравнительно низкими, и к началу пионерной стадии после извержения прошло не менее 100—150 лет. Развитие вторичной сукцессии в зоне II, связанной с вегетативным возобновлением растений и, прежде всего, ольхового стланика, было ограничено склонами. В результате постэруптивных сукцессий каменная береза начала активно распространяться в зоне I. Подобное явление сравнимо по своей значимости с климатогенными сменами растительности.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-05-64517-а) и Фондом содействия отечественной науке.

Авторы выражают благодарность В. В. Пономаревой за проведение полевых работ, поддержанных грантами 5663-96, 5926-97 и 6215-98 (National Geographic So-

ciety). Мы благодарим своих коллег, чьими консультациями и советами воспользовались в ходе подготовки работы: И. В. Мелекесцева, О. А. Брайцеву, В. В. Пономареву, Л. И. Базанову, В. Ю. Нешатаеву, М. П. Вяткину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В. и др. Сильные и катастрофические эксплозивные извержения на Камчатке за последние 10 тысяч лет // Геодинамика и вулканизм Курило-Камчатской островодужной системы / Под ред. Б. В. Иванова. П.-Камчатский, 2001. С. 235—252.

Быкасов В. Е. Восстановление растительности на шлаково-пепловых отложениях Толбачинского дола // Вопр. геогр. Камчатки. 1990. Вып. 10. С. 193—194.

Дирксен В. Г. Палинологические особенности современных ландшафтов гор севера Внутренней Азии. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 1999. 22 с.

Егорова И. А. Палинологическая характеристика вулканогенно-осадочных отложений в применении к стратиграфии // Вулканический центр: строение, динамика, вещество (Карымская структура) / Под ред. Ю. П. Масуренкова. М., 1980. С. 52—76.

Егорова И. А. Палеогеография района Карагинского залива в позднем плейстоцене-голоцене // Вопр. геогр. Камчатки. 1990. Вып. 10. С. 135—140.

Захарихина Л. В. Некоторые особенности преобразования вулканических пеплов в процессе почвообразования // Вулканол. и сейсмол. 2004. № 3. С. 54—62.

Камчатка, Курильские и Командорские острова / Под ред. И. В. Лучицкого. М., 1974. 438 с.

Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М., 1974. 204 с.

Манько Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 161 с.

Нешатаева В. Ю. Растительность Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки: на примере Южно-Камчатского государственного заказника / Под ред. В. Ю. Нешатаевой. П.-Камчатский, 2002. Труды. Вып. 3. С. 137—232.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1998. Т. 1—8.

Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток, 1995. 227 с.

Шамшин В. А. Каменноберезовые леса Камчатки: биология, экология, строение древостоев. М., 1999. 170 с.

Antos A. J., Zobel D. B. Recovery of forest understories buried by tephra from Mount St. Helens // Vegetatio. 1985. Vol. 64. P. 103—111.

Bursik M. I., Woods A. W. The dynamics and thermodynamics of large ash flows // Bull. Volcanol. 1996. Vol. 58. P. 175—193.

Del Moral R. Initial recovery of subalpine vegetation on Mount St. Helens, Washington // Amer. Mid. Natur. 1983. Vol. 109. P. 72—80.

Del Moral R., Wood D. M. Early primary succession on a barren volcanic plain at Mount St. Helens, Washington // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 981—991.

Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. 4th ed. Caldwell, 1989. 328 p.

Fenner C. N. The origin and model of emplacement of the great tuff deposits in the Valley of Ten Thousand Smokes. Washington, 1923. 74 p.

Fierstein J., Hildreth W. Preliminary volcano-hazard assessment for the Katmai volcanic claster, Alaska. USGS Open-File Report 00—489. 2001. 50 p.

Grishin S. Yu., del Moral R., Krestov P. V., Verkholat V. P. Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // Vegetatio. 1996. Vol. 127. P. 129—153.

Hildreth W. The compositionally zoned eruption of 1912 in the Valley of Ten Thousand Smokes, Katmai National Park, Alaska // J. Volcanol. Geotherm. Res. 1983. Vol. 18. P. 1—56.

Hultén E. The plant cover of southern Kamchatka // Arc. Bot. 1974. Vol. 7. N 2—3. P. 181—257.

Janssen C. R. Local and region pollen deposition // Quaternary plant ecology / Eds H. J. B. Briks, R. G. West. Oxford, 1973. P. 31—42.

Miyabuchi Y. Deposits associated with the 1990—1995 eruption of Unzen volcano, Japan // J. Volcanol. Geotherm. Res. 1999. Vol. 89. P. 139—158.

Moore J. G., Sisson T. W. Deposits and effects of the May 18 pyroclastic surge // The 1980 eruption of Mount St. Helens / Eds P. Lipman, D. Mullineaux. Washington, 1981. P. 421—438.

Ponomareva V. V., Dirksen O. V., Sulerzhitsky L. D. Eruptive history of Dikiy Greben volcano — the largest Holocene extrusive edifice in Kamchatka, Russia // Proceedings Int. Workshop on Volcanoes Commemorating the 50th Anniversary of Mt. Showa-Shinzan. 1995. P. 159.

Ponomareva V. V., Sulerzhitsky L. D., Dirksen O. V., Zaretskaia N. E. Holocene paleosols as records of intervals of volcanic quiescence in the Kurile Lake region, South Kamchatka // Tephras, Chronology, Archaelogy / Eds E. Juvigne, J. P. Raynal. Goudek, 2001. P. 91—100.

Ponomareva V. V., Melekestsev I. V., Kyle P. R., Rinkleff P. G., Dirksen O. V. et al. The 7600 (^{14}C) year BP Kurile Lake caldera-forming eruption, Kamchatka, Russia: stratigraphy and field relationships // J. Volcanol. Geotherm. Res. 2004. Vol. 136. P. 199—222.

Saucedo R., Macías J. L., Bursik M. I. et al. Emplacement of pyroclastic flows during the 1998—1999 eruption of Volcan de Colima, Mexico // J. Volcanol. Geotherm. Res. 2002. Vol. 117. N 1—2. P. 129—153.

Smith R. L. Ash-flows // Geol. Soc. Amer. Bull. 1960. Vol. 71. P. 795—842.

Sparks R. S. J., Gardeweg M. C., Calder E. S., Matthews S. J. Erosion by pyroclastic flows on Lascar Volcano // Chile Bull. Volcanol. 1997. Vol. 58. P. 557—565.

Thomas R. M. E., Sparks R. S. J. Cooling of tephra during fallout from eruption columns // Bull. Volcanol. 1992. Vol. 54. N 7. P. 542—553.

Tsuyuzaki S. Origin of plants recovering on the volcano Usu, northern Japan, since the eruptions of 1977 and 1978 // Vegetatio. 1987. Vol. 73. P. 53—58.

Tsuyuzaki S. Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan // J. Vegetat. Sci. 1991. Vol. 2. P. 301—306.

Tsuyuzaki S., del Moral R. Species attributes in early primary succession on volcanoes // J. Vegetat. Sci. 1995. Vol. 6. P. 517—522.

Tsuyuzaki S., Goto M. Persistence of seed bank under thick volcanic deposits twenty years after eruptions of Mount Usu, Hokkaido Island, Japan // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 1813—1817.

Tsuyuzaki S., Haruki M. Tree regeneration patterns on Mount Usu, northern Japan, since the 1977—1978 eruptions // Vegetatio. 1996. Vol. 126. P. 191—198.

Wilson C. J. N., Walker G. R. L. Violence in pyroclastic flows eruptions // Tephra studies / Eds S. Self, R. S. I. Sparks. Dordrecht; Boston; London, 1981. P. 441—449.

Wood D. M., del Moral R. Mechanism of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens // Ecology. 1987. Vol. 68. P. 780—790.

Wood D. M., del Moral R. Colonizing plants on the Pumice Plains, Mount St. Helens, Washington // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1228—1237.

Yonebayashi C. Reconstruction of vegetation at A. D. 915 at Ohse-yachi Mire, northern Japan, from pollen, present-day vegetation and tephra data // Vegetatio. 1996. Vol. 125. P. 111—122.

SUMMARY

The first reconstruction of vegetation dynamics in the Southern Kamchatka following the Kurile Lake catastrophic caldera-forming eruption has been carried out on the basis of multidisciplinary studies. The euption took place 7600 ^{14}C years BP and devastated the area over 5000 sq. km. Nevertheless, some plant refuges may be supposed to survive. The primary succession originated in the river valleys filled up with thick pyroclastic flow deposits. The time of the initial recovering before soil forming covered no less than 100—150 years. The secondary succession involving *Alnus fruticosa* could occur on the river valley slopes. The success of *Betula ermanii* seedlings in initial stages of the recovering made possible the birch forest spreading over the Southern Kamchatka after the eruption.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] И. С. Трифонова[2]

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ *BACILLARIOPHYTA* РЕКИ НАРВА И НАРВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ). 1. *CENTROPHYCEAE*

S. I. GENKAL, I. S. TRIFONOVA. MATERIALS ON THE FLORA OF *BACILLARIOPHYTA* OF THE NARVA RIVER AND NARVA RESERVOIR (NORTH-WESTERN RUSSIA). 1. *CENTROPHYCEAE*

[1] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: itrifonova@mail.ru

Поступила 25.01.2005
Окончательный вариант получен 27.04.2005

Приведены результаты электронно-микроскопического изучения фитопланктона р. Нарвы и Нарвского водохранилища. Обнаружено 22 таксона центрических диатомовых, принадлежащих к 6 родам, в том числе 11 видов и форм, новых для флоры р. Нарвы и Нарвского водохранилища, и 1 вид — *Aulacoseira volgensis* — новый для Северо-Запада России.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, флора р. Нарвы, Нарвское водохранилище.

Данные по диатомовым р. Нарвы и Нарвского водохранилища содержатся в единственной работе (Белоголовая, Богданова, 1962), в которой, по данным, полученным с помощью светового микроскопа, приведен список из 61 вида диатомовых, из них 10 центрических: *Melosira binderana* Kütz., *M. islandia* O. Müll., *M. distans* (Ehr.) Kütz., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *S. hantzschii*, *Coscinodiscus lacustris* Grun. Автор отмечает, что фитопланктон р. Нарвы сходен по составу с фитопланктоном Псковско-Чудского оз., из которого река вытекает, но значительно обеднен количественно. В статье по притокам Псковско-Чудского оз. (Laugaste, Yastremskii, 2000) констатируется, что фитопланктон р. Нарвы в истоке идентичен фитопланктону Чудского оз. и в нем полностью доминируют диатомовые. Наиболее полный список центрических диатомовых Псковско-Чудского оз. по материалам обработки колонок донных отложений содержится в монографии Н. Н. Давыдовой (1985). Он включает 26 таксонов: *Coscinodiscus* — 1, *Cyctotella* — 9, *Melosira* — 10, *Stephanodiscus* — 6. При этом *Coscinodiscus lacustris*, *Melosira ambigua*, *M. granulata*, *M. islandica* ssp. *helvetica* O. Müll., *Stephanodiscus hantzschii*, *S. niagarae* Grun. отмечены как массовые доминантные и субдоминантные виды. По данным электронной микроскопии, для Нарвского водохранилища приводится *Cyclotella pseudostelligera* (Генкал, Лаугасте, 1985).

Цель настоящего исследования — выявление и уточнение с помощью электронной микроскопии видового состава диатомовых р. Нарвы и Нарвского водохранилища, слабо изученных в альгологическом отношении.

Материал и методика

Материалом послужили количественные пробы фитопланктона, собранные в июне и августе 2003 г. в верхнем и нижнем течении р. Нарвы, в верхнем бьефе Нарвского водохранилища. Освобождение клеток водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ (JSM = 25 S).

Результаты и обсуждение

В результате изучения материала обнаружено 22 таксона центрических диатомовых видового и внутривидового ранга (см. таблицу). Краткое их описание с комментариями и оригинальные микрофотографии приведены ниже.

Aulacoseira ambigua (Grun.) Sim. (табл. I, *1*, *2*). Створки 5—10 мкм в диам., 9.5—18.8 мкм выс., рядов ареол 14—16 в 10 мкм, ареол в ряду 18—20 в 10 мкм.

A. granulate (Ehr.) Sim. (табл. I, *3*—*6*). Створки 3.6—27.7 мкм в диам., 12—16.8 мкм выс., рядов ареол 8—20 в 10 мкм, ареол в ряду 8—15 в 10 мкм.

По данным Н. Н. Давыдовой и А. И. Моисеевой (1992), диаметр створки варьирует от 2 до 21 мкм, число рядов ареол в 10 мкм от 8 до 15, а ареол в ряду в 10 мкм

Состав *Centrophyceae* в исследованных водоемах

Видовой состав	Р. Нарва			Нарвское водохранилице Верхний бьеф	
	06—2003 выше водохранилища	06—2003 нижнее течение	08—2003 нижнее течение	06—2003	08—2003
Aulacoseira ambigua	+	+	+	+	+
A. granulata	+	+	+	+	+*
A. islandica	+	+	+	+	
A. subarctica		+	+	+	+
*A. tenuior***			+		
*A. volgensis***	+	+		+	+
Cyclostephanos dubius	+	+	+	+	+
*Cyclotella comensis***			+		+
C. meneghiniana		+	+		+
*C. pseudostelligera***			+	+	+*
C. radiosa	+	+	+	+	+
*C. tripartita***			+		+
Melosira varians	+	+	+	+	+
*Stephanodiscus agassizensis***	+	+*		+	+
*S. binderanus***		+	+	+	
S. hantzschii	+	+	+		
*S. heterostylus***	+	+		+	
S. invisitatus f. *invisitatus***		+	+	+	+
S. invisitatus f. *hakanssoniae***				+	+
S. minutulus	+	+	+	+	+*
*S. triporus***					+
Thalassiosira bramaputrae				+	

Примечание. * — зафиксированы в препарате в значительном количестве. ** — новые для флоры р. Нарвы и Нарвского водохранилища.

от 8 до 12. По другим источникам, максимальный диаметр створки у этого вида 30 мкм, диапазон изменчивости числа рядов ареол в 10 мкм составляет 7—15, число ареол в ряду в 10 мкм 5—12. В нашем материале максимальный диаметр створки составил 27.7 мкм, число рядов в 10 мкм и ареол в ряду в 10 мкм варьировали значительно больше — соответственно 8—20 и 8—15.

A. islandica (O. Müll.) Sim. (табл. I, *7*, *8*). Створки 10.7—35.7 мкм в диам., 10—13.5 мкм выс., рядов ареол 12—14 в 10 мкм, ареол в ряду 14—16 в 10 мкм.

По литературным данным, наибольший диаметр створки у этого вида не превышает 28 мкм (Скабичевский, 1960; Genkal, Popovskaya, 1991; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Давыдова, Моисеева, 1992). В нашем материале отмечены створки большего диаметра.

A. subarctica (O. Müll.) Haworth (табл. I, *9*, *10*). Створки 4.4—11 мкм в диам., 4.9—7.6 мкм выс., рядов ареол 12—20 в 10 мкм, ареол в ряду 20—30 в 10 мкм.

A. tenuior (Grun.) Krammer (табл. I, *11*). Створка 6.7 мкм в диам., 2 мкм выс., рядов ареол 25 в 10 мкм.

A. volgensis Genkal (табл. I, *12*). Створки 7.8—16.6 мкм в диам., 12.1—14.2 мкм выс., рядов ареол 13—15 в 10 мкм, ареол в ряду 16—18 в 10 мкм.

Вид впервые приводится для водоемов Северо-Запада России. В нашем материале встречены створки меньшего диаметра с большим числом ареол в ряду в 10 мкм, чем указано в описании вида (Генкал, 1999).

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (табл. II, *1*, *2*). Створки 8.5—22 мкм в диам., штрихов 9—18 в 10 мкм, выростов с опорами на створке 1—7.

Cyclotella comensis Grun. (табл. II, *3*). Створки 7.5—8.2 мкм в диам., штрихов 18—20 в 10 мкм.

Редкий для флоры России вид. На Северо-Западе известен из рек Вуокса (Генкал, Трифонова, 2003) и Кемь (Генкал, Трифонова, 2001). Для последней приводится под названием *C. pseudocomensis* Scheffler, которое позднее было сведено в синонимы к *C. comensis* (Scheffler, Morabito, 2003).

C. meneghiniana Kütz. (табл. II, *4*, *5*). Створки 8.5—27.7 мкм в диам., штрихов 7—12 в 10 мкм, выростов с опорами на створке 1—3.

C. pseudostelligera Hust. (табл. II, *6*). Створки 4.6—7.5 мкм в диам., штрихов 20—30 в 10 мкм.

C. radiosa (Grun.) Lemm. (табл. II, *7*, *10*). Створки 15—40 мкм в диам., штрихов 12—16 в 10 мкм. В центре ареолы сгруппированы в розетку, окруженную гиалиновым кольцом, или они расположены беспорядочно.

C. tripartita Håkanss. (табл. II, *11*). Створки 11—14 мкм в диам., штрихов 22 в 10 мкм, выростов с опорами на створке 2—6.

Melosira varians Ag. (табл. II, *12*). Створки 10.4—22 мкм в диам., 10—13.6 мкм выс.

Stephanodiscus agassizensis Håkanss. et Kling (табл. III, *1*—*4*). Створки 15.4—25 мкм в диам., штрихов 8—10 в 10 мкм, выростов с опорами на створке 1—2.

Согласно первоописанию (Håkansson, Kling, 1989), диаметр створок не превышает 18 мкм. В нашем материале встречены створки до 25 мкм.

S. binderanus (Kütz.) Krieg. (табл. III, *5*). Створки 8.8—17.8 мкм в диам., штрихов 9—15 в 10 мкм.

S. hantzschii Grun. (табл. III, *6*, *7*). Створки 10.9—17.1 мкм в диам., штрихов 6—9 в 10 мкм.

S. heterostylus Håkanss. (табл. III, *8*, *9*; IV, *1*, *2*). Створки 28—60 мкм в диам., штрихи двух-трехрядные, 6—8 в 10 мкм. На некоторых створках двугубые выросты расположены рядом (табл. IV, *3*).

Створки вида с нижним пределом диаметра имеют большое сходство с *S. agassizensis* (ср. табл. III, *1—4* и табл. III, *9*; IV, *1*, *2*).

S. invisitatus Hohn et Hellerman f. *invisitatus* (табл. IV, *4*, *5*). Створки 11.3—13.6 мкм в диам., штрихов 14—16 в 10 мкм.

S. invisitatus f. *hakanssoniae* Genkal et Kiss (табл. IV, *6*). Створка диаметром 10 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll. (табл. IV, *7*, *8*). Створки 5.8—8.8 мкм в диам., штрихов 14—17 в 10 мкм.

S. triporus Genkal et Kuzmin (табл. IV, *9*, *10*). Створки 6.9—8.8 мкм в диам., штрихов 15 в 10 мкм.

Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Håkanss. et Locker (табл. IV, *11*, *12*). Створки 27—31 мкм в диам., краевых выростов с опорами 5—6 в 10 мкм.

В связи с таксонамическими перестройками список *Centrophyceae* для Псковско-Чудского озера насчитывает 24 таксона. В результате наших исследований для р. Нарвы и Нарвского водохранилища стало известно 26 таксонов, из них 11 оказались новыми для этих водоемов, а *Aulacoseira volgensis* впервые отмечен для Северо-Запада России.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Белоголовая Л. А., Богданова Л. С. Гидробиологическая характеристика нижнего бьефа р. Нарвы в связи с зарегулированием ее стока // Уч. записки ЛГУ. 1962. Сер. биол. наук. Вып. 48. С. 126—152.

Генкал С. И. Aulacoseira italica, *A. valida*, *A. subarctica* и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 40—46.

Генкал С. И., Лаугасте Р. А. Новые данные к флоре диатомовых водорослей водоемов Эстонии // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 32—35.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 11—19.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Род *Aulacoseira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 76—85.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 349 с.

Genkal S. I., Popovskaya G. I. New data on the frustule morphology of *Aulacoseira islandica* (*Bacillariophyta*) // Diatom Research. 1991. Vol. 6. N 2. P. 255—266.

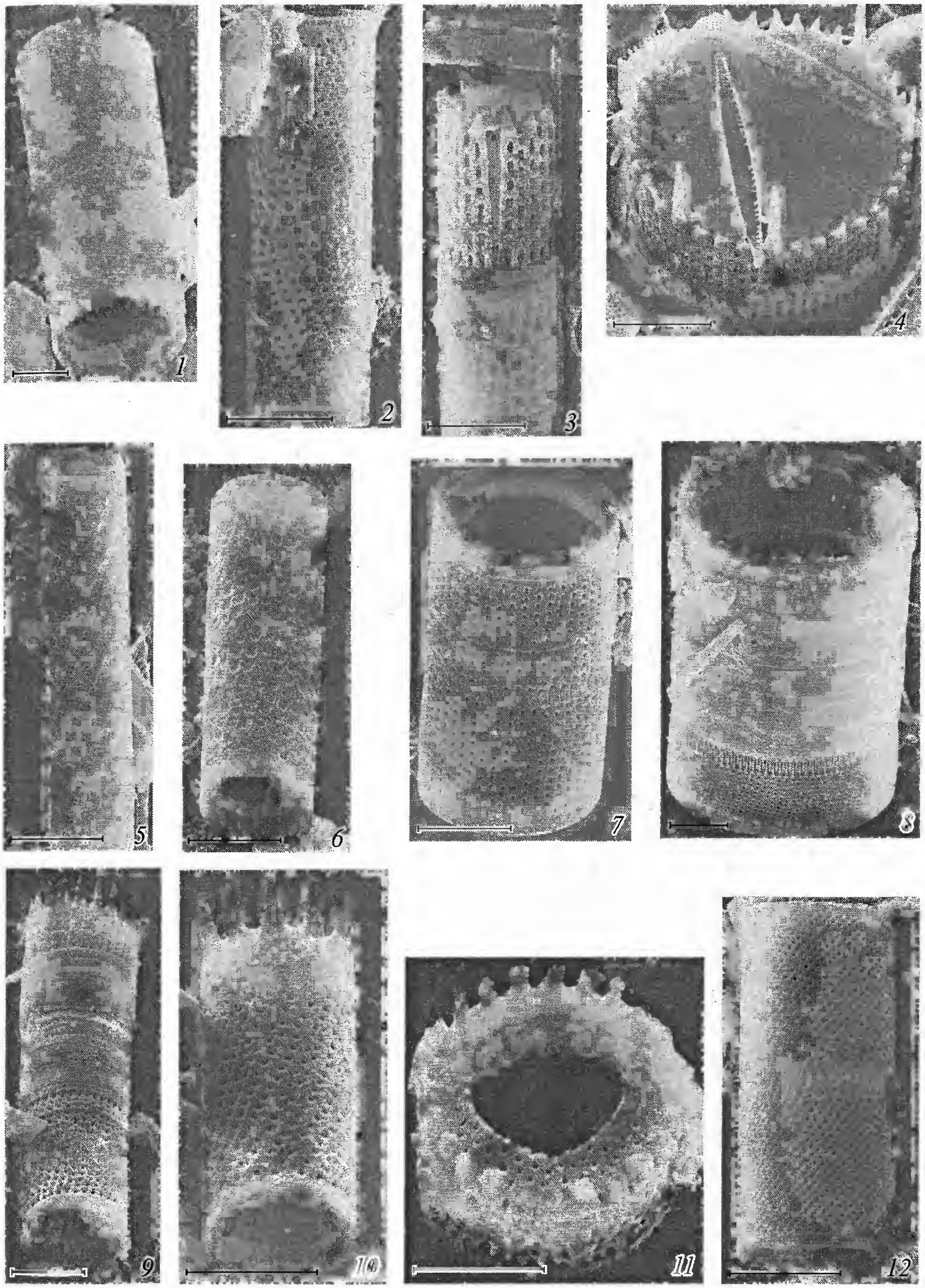

Таблица I.

1—12 — створка с наружной поверхности. *1*, *2* — *Aulacoseira ambigua*; *3—6* — *A. granulata*; *7*, *8* — *A. islandica*; *9*, *10* — *A. subarctica*; *11* — *A. tenuior*; *12* — *A. volgensis*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *10*, *11* — 5; *3*, *4*, *6—9*, *12* — 10.

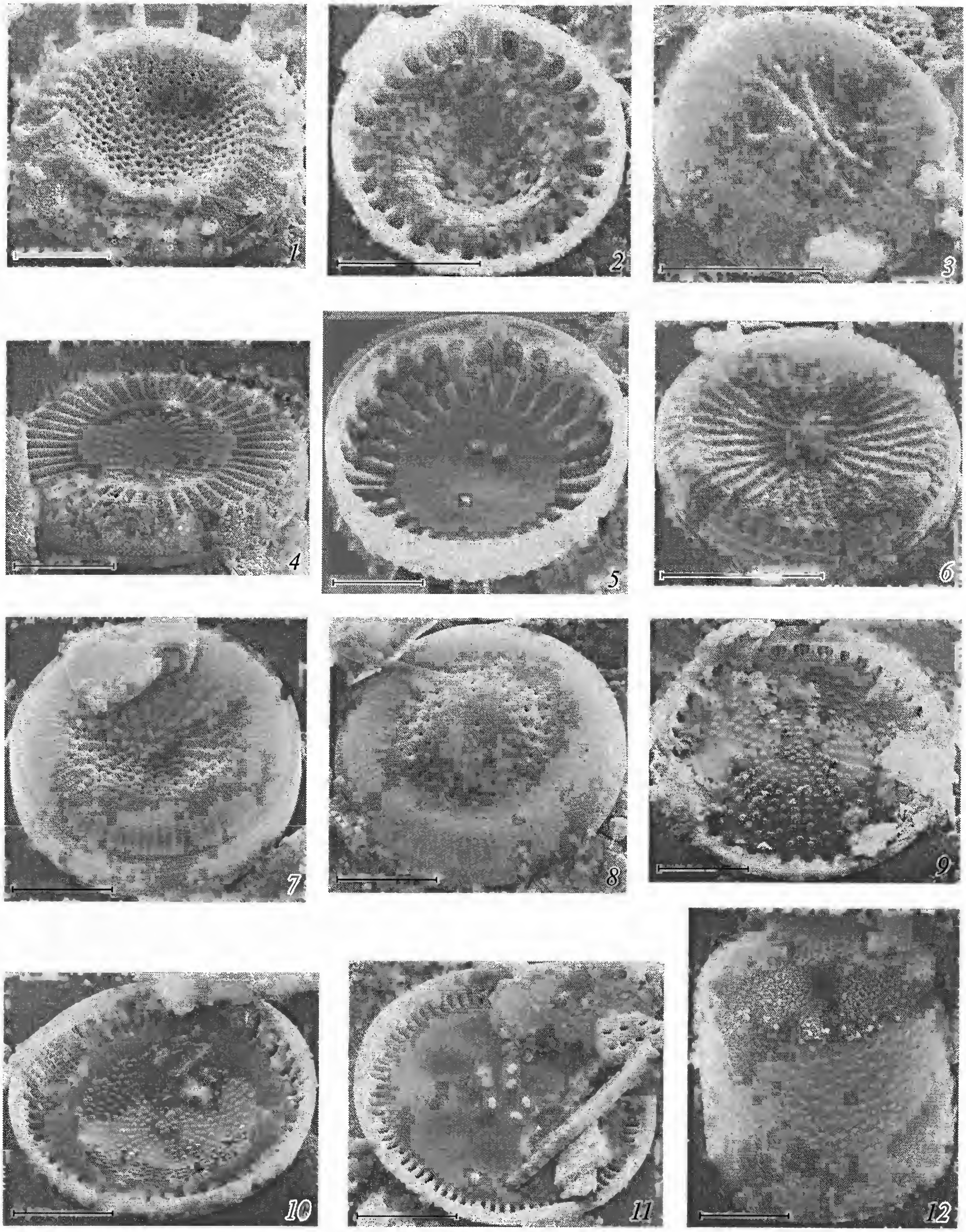

Таблица II.

1, 3, 4, 6—8, 12 — створка с наружной поверхности; *2, 5, 9—11* — створка с внутренней поверхности. *1, 2* — *Cyclostephanos dubius*; *3* — *Cyclotella comensis*; *4, 5* — *C. meneghiniana*; *6* — *C. pseudostelligera*; *7—10* — *C. radiosa*; *11* — *C. tripartita*; *12* — *Melosira varians*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—3, 5, 6 , 11, 12* — 5; *4, 7—10* — 10.

К с. 695

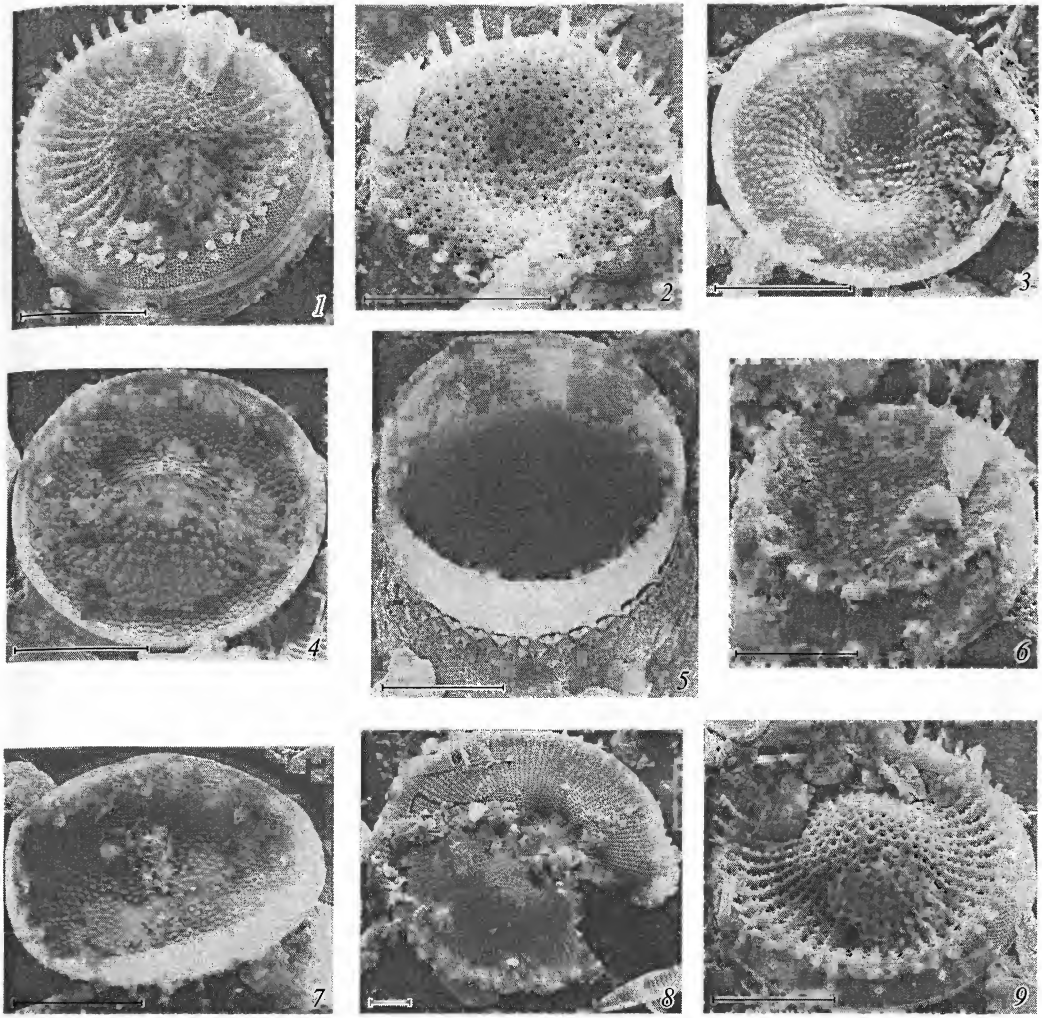

Таблица III.

1, 2, 6, 8, 9 — створка с наружной поверхности; *3—5, 7* — створка с внутренней поверхности. *1—4* — *Stephanodiscus agassizensis*; *5* — *S. binderanus*; *6, 7* — *S. hantzschii*; *8, 9* — *S. heterostylus*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—4, 8, 9* — 10; *5—7* — 5.

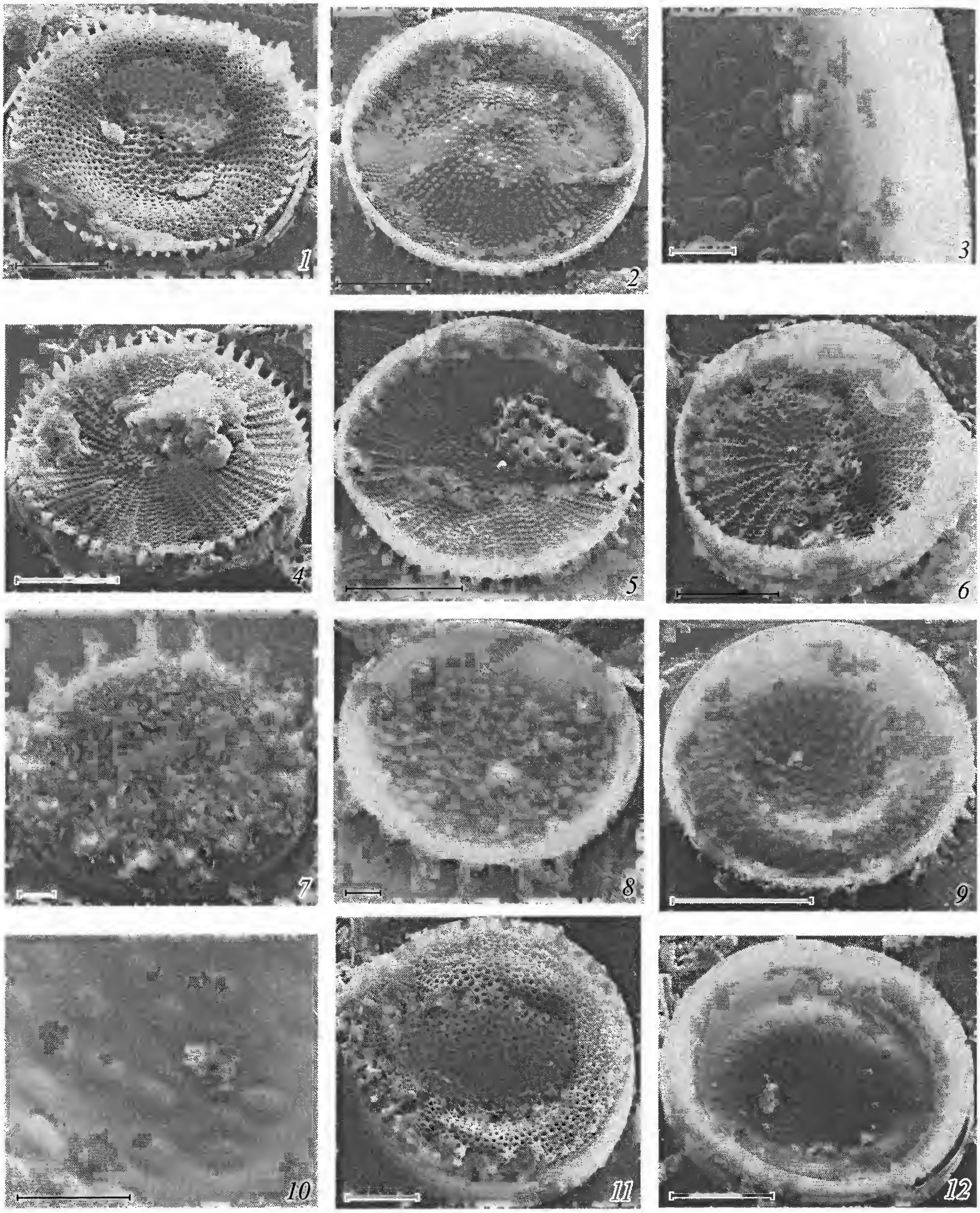

Таблица IV.

1, *4*, *6*, *7*, *11* — створка с наружной поверхности; *2*, *5*, *8*, *9*, *12* — створка с внутренней поверхности; *3* — двугубые и краевые выросты с опорами; *10* — субцентральный вырост с 3 опорами. *1*—*3* — *Stephanodiscus heterostylus*; *4*, *5* — *S. invisitatus* f. *invisitatus*; *6* — *S. invisitatus* f. *hakanssoniae*; *7*, *8* — *S. minutulus*; 9, *10* — *S. triporus*; *11*, *12* — *Thalassiosira bramaputrae*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *11*, *12* — 10; *3*, *7*, *8*, *10* — 1; *4*—*6*, *9* — 5.

Håkansson H., Kling H. A light and electron microscope study of previously described and new *Stephanodiscus* species (*Bacillariophyceae*) from Central and Northern Canadian Lakes, with ecological notes on the species // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 269—288.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales*, *Fragillariaceae*, *Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart, Jena. 1991. 576 s.

Laugaste R., Yastremskii V. Role of inflows in the phytoplankton composition of Lake Peipsi // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2000. 49/1. P. 19—33.

Scheffler W., Morabito G. Topical observations on the centric diatoms (*Bacillariophyceae*, *Centrales*) of Lake Como (N. Italy) // J. Limnol. 2003. Vol. 62. N 1. P. 47—60.

SUMMARY

This paper presents results of electron microscopic study of phytoplankton from the Narva River and Narva Reservoir. 22 taxa of centric diatoms belonging to 6 genera are found, including 11 taxa new to the flora of the Narva River and Narva Reservoir and 1 new to the North-Western Russia (*Aulacoseira volgensis*).

УДК 582.657.2 : 575.22.7 : 577.2.08 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© О. В. Юрцева,[1] В. К. Боброва,[2] В. Н. Войлокова,[3]
А. В. Троицкий,[2] Т. Е. Крамина[3]

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РОДСТВА *POLYGONUM AVICULARE* (*POLYGONACEAE*)

O. V. YURTSEVA, V. K. BOBROVA, V. N. VOYLOKOVA, A. V. TROITSKY, T. E. KRAMINA. MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND GENETIC POLYMORPHISM OF *POLYGONUM AVICULARE* GROUP (*POLYGONACEAE*)

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра высших растений
Факс (095)939 18 27
E-mail: yurtseva@herba.msu.ru
[2] НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: tav@genebee.msu.su
[3] Главный Ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
E-mail: cent-adv@mail.ru

Поступила 06.05.2005
Окончательный вариант получен 11.08.2005

Изучена изменчивость морфологических признаков и генетического полиморфизма *Polygonum aviculare*, *P. monspeliense*, *P. calcatum* и *P. arenastrum* с применением различных методов исследования: метод Тьюки, пошаговый дискриминантный анализ, анализ канонических переменных, метод главных компонент, RAPD-анализ популяций. Построены дендрограммы (UPGMA, NJ, split decomposition). Полученные результаты интерпретированы как доказательство гибридного происхождения *P. arenastrum* за счет межвидовой гибридизации *P. aviculare* и *P. calcatum* и правомерности включения *P. monspeliense* в состав *P. aviculare*.

Ключевые слова: *Polygonum*, изменчивость, гибридизация, многомерные методы анализа, RAPD-анализ, генетический полиморфизм.

Для однолетних спорышей секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. s. str. характерно активное видообразование, в котором существенную роль могут играть процессы межвидовой гибридизации (Юрцева, Крамина, 2003, 2004). Это предположение основано на высоком уровне морфологической изменчивости в группе, скоррелированности некоторых признаков и обилии промежуточных форм (Meerts, Lefèbvre, 1988; Meerts, Vekemans, 1991). Данное исследование посвящено выяснению взаимоотношений 3 видов родства *P. aviculare* L. s. l. — *P. aviculare* L. s. str., *P. arenastrum* Boreau, *P. calcatum* Lindm., а также *P. monspeliense* Tieb. ex Pers., нередко относимого в синонимы к *P. aviculare.*

Взгляды систематиков на ранг и взаимоотношения первых 3 таксонов различны. Видовой ранг для них признавал C. Lindman (1904, 1913), описавший для территории Швеции *P. heterophyllum* Lindm. (= *P. aviculare* L.), *P. aequale* Lindm. (= *P. arenastrum* Boreau) и *P. calcatum* Lindm. На территории России их также рассматривают в ранге видов (Цвелёв, 1979, 1989, 1996; Тупицына, 1992).

На территории Европы и Северной Америки обычно признают 2 вида — *P. aviculare* и *P. arenastrum*, включая *P. calcatum* в состав последнего (Styles, 1962; Webb, Chater, 1964; Scholz, 1977; Schmid, 1983; Wolf, McNeill, 1986, 1987; Akeroyd et al., 1993). Некоторые авторы склонны считать эти таксоны подвидами *P. aviculare* L. s. l. Так, на территории Скандинавии T. Karlsson (2000) выделил у *P. aviculare* 6 подвидов, в том числе subsp. *aviculare* и subsp. *microspermum.* В синонимы к последнему он отнес *P. arenastrum* и *P. calcatum.* По результатам изучения морфологической изменчивости этой группы многомерными методами (Meerts et al., 1998) в пределах *P. aviculare* L. s. l. выделено 2 подвида: 1) *P. aviculare* subsp. *aviculare*, включающий *P. aviculare* L. s. str. и *P. monspeliense* Thieb. ex Persoon; 2) *P. aviculare* subsp. *aequale* (Lindm.) Aschers., включающий *P. aequale* Lindm. и *P. calcatum* Lindm.

Изучение морфологической изменчивости *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. calcatum* методами одномерного и многомерного анализов показало достаточно хорошую обособленность всех 3 таксонов при промежуточном положении образцов *P. arenastrum* (Юрцева, Крамина, 2003). Это дало основание предполагать, что *P. arenastrum* возник в результате гибридизации *P. aviculare* и *P. calcatum.*

Предположение о гибридной природе *P. arenastrum* основано на следующих соображениях. Ареалы этих 3 таксонов практически совпадают — они распространены в полярных и умеренных областях северного полушария. Нередко на небольшой территории в несколько десятков—сотен квадратных метров можно встретить образцы всех таксонов, причем крайние формы связаны переходными, уклоняющимися по разным признакам в сторону то одной, то другой формы. Таксоны обладают довольно сходной экологией, произрастая по нарушенным местам и по газонам, вдоль шоссе и грунтовых дорог. Однако некоторые различия в эколого-ценотической приуроченности прослеживаются даже при нахождении на небольшой территории в городских условиях. Так, *P. aviculare* обычно можно встретить на невытаптываемом, разреженном газоне, *P. calcatum* — в расщелинах асфальта или между плитами, *P. arenastrum* — на нарушенном вытаптываемом газоне, вдоль тропинок.

По результатам исследования морфологической изменчивости образцов из Москвы, Московской и Костромской областей (Юрцева, Крамина, 2003), *P. aviculare* и *P. calcatum* имеют ряд стойких и характерных особенностей, позволяющих безошибочно отличать их друг от друга. Для *P. aviculare* характерны следующие признаки: вертикальные или восходящие главные побеги, выраженная гетерофилия, локализация частных соцветий на концах побегов, свободные доли околоцветника составляют 2/3—3/4 его общей длины, 8 тычинок; почти правильно-3-гранные плоды с полосато-бородавчатой поверхностью и немного выступающей из околоцветника верхушкой. Для *P. calcatum* характерно множество отходящих от основания распростертых побегов, гомофилия, свободные доли околоцветника составляют

1/2 общей длины, 5 тычинок, неравно-3-гранные или почти 2-гранные плоды с гладкой поверхностью, полностью скрытые околоцветником.

P. arenastrum отличается наибольшей изменчивостью признаков. По общим размерам и параметрам листьев этот вид занимает промежуточное положение между *P. aviculare* и *P. calcatum*. По прочим признакам его образцы уклоняются то к *P. aviculare*, то к *P. calcatum*, что может быть следствием интрогрессивной гибридизации и затрудняет их идентификацию (Юрцева, Крамина, 2003).

Для *P. aviculare* и близких видов характерно самоопыление путем контактной автогамии (Knuth, 1899; Styles, 1962; Lousley, Kent, 1981; Schmid, 1983). Это подтверждают и результаты изучения изозимного полиморфизма (Gasquez et al., 1978): *P. aviculare* оказался полиморфным свармом инбредных линий. Но благодаря частичной протерандрии возможен случайный ауткроссинг (Lindman, 1913; Löve, Löve 1956; Юрцева, 1998), а следовательно, и редкая гибридизация. Ей способствует длительный — с июня по октябрь — период цветения, совпадающий у этих видов.

Для всех 3 видов характерны полиплоидные ряды. У *P. aviculare* и *P. arenastrum* наиболее часто встречаются числа 2n = 20, 22, 40, 60, у *P. calcatum* — 2n = 20, 40 (Хромосомные..., 1969; Юрцева, 2002). Помимо указанных чисел, у *P. arenastrum* обнаружен их широкий спектр от 18 до 62. Поскольку апомиксис в данной группе не обнаружен (А. П. Ситников, личное сообщение), эти числа могут быть результатом как гомоплоидной, так и гетероплоидной гибридизации разных цитотипов в пределах вида и между видами (Юрцева, Крамина, 2003).

Совместное нахождение в природе *P. aviculare*, *P. calcatum* и *P. arenastrum*, характер изменчивости признаков последнего, числа хромосом дают косвенные данные в пользу гипотезы о его гибридной природе, но для подтверждения этой гипотезы необходимы более веские доказательства в виде молекулярных данных.

P. monspeliense Tieb. ex Pers., близкий к *P. aviculare*, был описан с южного побережья Франции (Person, 1805). Согласно диагнозу, он отличается лишь более крупными размерами растений и листьев, и в последнее время его включают в состав *P. aviculare* (Цвелёв, 1979, 1989, 1996; Webb, Chater, 1964; Akeroyd et al., 1993). Некоторые найденные нами крупные образцы *P. aviculare*, соответствующие диагнозу *P. monspeliense*, имеют признаки *P. arenastrum*. Хотелось проверить, является ли *P. monspeliense* результатом гибридизации *P. aviculare* с другим видом или это уклоняющиеся варианты *P. aviculare*.

Используя комплекс различных методов, мы провели исследование с целью решения следующих задач: 1) подтвердить достоверность различий *P. aviculare* и *P. calcatum*; 2) выяснить, каково положение *P. arenastrum* относительно *P. aviculare* и *P. calcatum*; 3) выяснить, есть ли достоверные различия между *P. aviculare* и *P. monspeliense* и какова природа последнего.

Материал и методика

Были изучены растения *Polygonum aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum* и *P. monspeliense* из 3 смешанных популяций (табл. 1).

Для исследования морфологических признаков взято 90 растений из 2 смешанных популяций — 1 и 3. Популяция 1 (газон у станции метро «Нахимовский проспект», г. Москва) включала по 15 растений всех 4 видов. Популяция 3 (газон и расщелины асфальта у Дома культуры «Красный Октябрь», г. Волгоград) включала по 10 растений *P. calcatum*, *P. arenastrum* и *P. aviculare*.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные образцы видов *Polygonum* L.

№ популяций	Место и дата сбора	Виды	Число образцов для морфологического анализа	Наименование и число образцов для анализа методом RAPD
1	Г. Москва, Нахимовский пр., 09.07.2003	*P. calcatum*	15	N-C (1—9)
		P. arenastrum	15	N-AR (1—9)
		P. aviculare	15	N-AV (1—9)
		P. monspeliense	15	N-M (1—9)
2	Г. Москва, у пруда Зеленка, 14.07.2003	*P. calcatum*	—	Z-C (1—9)
		P. arenastrum	—	Z-AR (1—9)
		P. aviculare	—	Z-AV (1—9)
3	Г. Волгоград, у ДК «Красный Октябрь», 17.07.2003	*P. calcatum*	10	V-C (1—9)
		P. arenastrum	10	V-AR (1—9)
		P. aviculare	10	V-AV (1—9)

Для 90 образцов 4 видов были измерены значения 16 признаков: Height — длина главного побега (см); LFol — длина нижнего листа (мм); WFol — ширина нижнего листа (мм); IFol — индекс листа, т. е. отношение длины к ширине; LBr — длина брактеи (мм); WBr — ширина брактеи (мм); IBr — индекс брактеи; LP — длина околоцветника (мм); LLob — длина долей околоцветника (мм); LTub — длина трубки околоцветника (мм); IP — индекс расчленения околоцветника, т. е. отношение длины долей к длине околоцветника; LFr — длина плода (мм); WFr — ширина плода (мм); IFr — индекс плода, т. е. отношение длины к ширине; LTop — длина выступающей из околоцветника верхушки плода (мм); Andr — число тычинок.

Для анализа морфометрических данных использовали как одномерные, так и многомерные методы. Проведено множественное сравнение выборочных средних по методу Тьюки (Tukey, 1949). Для выяснения возможности разделения таксонов по совокупности признаков использовали пошаговый дискриминантный анализ и анализ канонических переменных; факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент. Статистическая обработка морфометрических данных выполнена с помощью пакета программ Statistica for Windows 6.0.

Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Паушева, 1980).

Методом RAPD-анализа исследовали 90 образцов 4 видов из 3 смешанных популяций. К образцам из 2 упомянутых выше популяций прибавилась популяция 2 (вблизи станции метро Нахимовский проспект, у пруда Зеленка, г. Москва), включающая *P. calcatum* (1), *P. arenastrum* (2) и *P. aviculare* (3). Для каждого вида было исследовано 9 образцов (табл. 1).

ДНК выделяли из высушенных в силикагеле листьев (30 мг каждого образца) с использованием набора NucleoSpin Plant (Macherey-Nagel, Германия). Олигонуклеотидные праймеры для RAPD-анализа перечислены в табл. 2. Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10—20 нг ДНК, 10 пмолей праймера, 200 мкМ каждого dNTP, 2.5 мМ $MgCl_2$, 1.5 ед. Taq-полимеразы (Диалат ЛТД, Россия) в рекомендованном производителем буфере. PCR-реакцию с предварительной денатурацией при температуре 95 °C продолжительностью 3 мин проводили в течение 40 циклов в режиме: денатурация при 94 °C — 30 с, отжиг при 36 °C — 30 с, элонгация при 72 °C — 40 с. Продукты реакции разделяли электрофорезом в 1.6%-м агарозном геле в однократном трис-боратном буфере с бромистым этидием и фотографировали.

ТАБЛИЦА 2

RAPD-праймеры, использованные для маркирования видов *Polygonum* L.

Праймер	Последовательность	Праймер	Последовательность
OPA-06	GGT CCC TGA C	OPF-17	AAC CCG GGA A
OPA-08	GTG ACG TAG G	OPF-20	GGT CTA GAG G
OPA-16	AGC CAG CGA A	OPP-20	GAC CCT AGT C
OPF-08	GGG ATA TCG G	AE13	TGT GGA CTG G
OPF-14	TGC TGC AGG T	B474	AGG CGG GAA C
OPF-16	GGA GTA CTG G	R03	ACA CAG AGG G

Для анализа полученных данных были составлены бинарные матрицы присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины путем построения дендрограммы сходства парно-групповым методом с арифметическим усреднением (UPGMA). Для установления уровня генетического родства использован метод ближайшего связывания, NJ (Saitou, Nei, 1987). Построение деревьев проведено с помощью программы TREECON v. 1.3 b (Van de Peer, De Wachter, 1994). Генетические расстояния рассчитывали по формуле: $1 - [2N_{AB}/(N_A + N_B)]$, где N_{AB} — число общих (одинаковых по размеру) фрагментов, N_A, N_B — число различающихся фрагментов у образцов A и B (Nei, Li, 1979). Для оценки значимости деревьев при их построении проведено 100 бутстреп-реплик.

Для проверки гипотезы о гибридогенном происхождении *P. arenastrum* от скрещивания *P. calcatum* и *P. aviculare* использовали также алгоритм неоднозначного разбиения — *split decomposition* (Bandelt, Dress, 1992), реализованный в компьютерной программе SPLITSTREE 3.2 (Hunson, 1998).

Результаты исследования

Одномерный анализ морфологических признаков

На основании анализа гербарных материалов выборок из двух смешанных популяций определены значения среднего арифметического и его ошибки для 16 признаков *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, а также статистическая значимость межвидовых различий по критерию Тьюки (табл. 3).

В популяции 1 *P. aviculare* и *P. calcatum* достоверно (при $P = 0.95$ или $\alpha = 5$ %) отличались друг от друга по средним значениям 10 признаков из 16. Не выявлено различий по средним значениям индекса листа, параметрам брактей, длине трубки околоцветника, индексу плода. Из 10 признаков, по которым можно различить *P. aviculare* и *P. calcatum*, *P. arenastrum* достоверно отличается от *P. calcatum* по средним значениям 7 признаков, а от *P. aviculare* — только по 2: длине выступающей верхушки плода и числу тычинок. Таким образом, растения *P. arenastrum* из популяции 1 по большинству признаков оказались близки к *P. aviculare*. По средним значениям 12 из 16 признаков растения *P. arenastrum* из этой точки занимают промежуточное положение между *P. calcatum* и *P. aviculare*.

При сравнении средних значений признаков *P. aviculare* и *P. monspeliense* из той же смешанной популяции оказалось, что достоверно различаются средние для 6 признаков из 16. У *P. monspeliense* по сравнению с *P. aviculare* намного длиннее и шире брактеи, короче околоцветники и плоды, короче трубка околоцветника, но выше степень его расчленения. По остальным 10 признакам различия таксонов недостоверны.

ТАБЛИЦА 3

Морфологическая характеристика *Polygonum calcatum*, *P. arenastrum* и *P. aviculare* в двух смешанных популяциях

Признаки	*P. calcatum* $x \pm m_x$	*P. arenastrum* $x \pm m_x$	*P. aviculare* $x \pm m_x$	Различия			Промежуточность гибрида
				P. calcatum и *P. arenastrum*	*P. arenastrum* и *P. aviculare*	*P. calcatum* и *P. aviculare*	
			Популяция 1				
Height	17.47 ± 1.65	25.73 ± 1.79	27.00 ± 1.74	xx	—	xx	+
LFol	13.27 ± 1.02	20.00 ± 1.48	21.47 ± 1.85	xx	—	xx	+
WFol	3.60 ± 0.24	6.87 ± 0.60	7.00 ± 0.54	xxx	—	xxx	+
IFol	3.68 ± 0.12	3.10 ± 0.29	3.14 ± 0.22	—	—	—	—
LBr	12.87 ± 0.99	14.73 ± 1.22	13.87 ± 0.73	—	—	—	—
WBr	3.47 ± 0.24	4.73 ± 0.47	4.40 ± 0.13	—	—	—	—
IBr	3.88 ± 0.36	3.35 ± 0.33	3.15 ± 0.14	—	—	—	+
LP	2.24 ± 0.05	2.81 ± 0.10	2.91 ± 0.06	xxx	—	xxx	+
LLob	1.18 ± 0.04	1.57 ± 0.08	1.72 ± 0.05	xxx	—	xxx	+
LTub	1.06 ± 0.03	1.24 ± 0.07	1.19 ± 0.03	x	—	—	+
IP	0.53 ± 0.01	0.56 ± 0.02	0.59 ± 0.01	—	—	xx	+
LFr	1.95 ± 0.06	2.51 ± 0.11	2.66 ± 0.08	xxx	—	xxx	+
WFr	1.15 ± 0.03	1.25 ± 0.08	1.45 ± 0.06	—	—	xx	+
IFr	1.72 ± 0.08	2.09 ± 0.10	1.86 ± 0.06	xx	—	—	—
Top	0 ± 0	0.03 ± 0.01	0.12 ± 0.02	—	xx	xxx	+
Andr	5.15 ± 0.12	6.47 ± 0.31	7.54 ± 0.14	xxx	xx	xxx	+
			Популяция 3				
Height	12.20 ± 1.75	38.15 ± 5.14	44.10 ± 6.32	xx	—	xxx	+
LFol	5.60 ± 0.58	11.90 ± 2.07	19.30 ± 1.75	x	xx	xxx	+
WFol	2.00 ± 0.21	4.90 ± 0.57	5.50 ± 0.58	xxx	—	xxx	+
IFol	2.82 ± 0.17	2.40 ± 0.20	3.69 ± 0.35	—	xx	—	—
LBr	6.10 ± 0.59	7.50 ± 0.65	12.80 ± 1.03	—	xxx	xxx	+
WBr	1.50 ± 0.17	2.65 ± 0.32	2.50 ± 0.31	x	—	x	—
IBr	4.60 ± 0.76	2.99 ± 0.22	5.53 ± 0.81	—	x	—	—
LP	2.09 ± 0.04	2.44 ± 0.04	2.67 ± 0.09	xx	x	xxx	+
LLob	1.23 ± 0.04	1.34 ± 0.05	1.48 ± 0.06	—	—	xx	+
LTub	0.86 ± 0.05	1.10 ± 0.04	1.19 ± 0.10	x	—	xx	+
IP	0.59 ± 0.02	0.55 ± 0.02	0.56 ± 0.03	—	—	—	—
LFr	1.81 ± 0.06	2.22 ± 0.04	2.33 ± 0.09	xxx	—	xxx	+
WFr	1.12 ± 0.05	1.40 ± 0.07	1.44 ± 0.12	—	—	x	+
IFr	1.63 ± 0.04	1.62 ± 0.07	1.67 ± 0.08	—	—	—	—
Top	0.00 ± 0.00	0.11 ± 0.03	0.16 ± 0.02	xxx	—	xxx	+
Andr	5.36 ± 0.10	6.45 ± 0.29	7.67 ± 0.14	xx	xxx	xxx	+

Примечание. Достоверность различий средних вычисляли по критерию Тьюки. Уровни значимости различий: — различия не значимы; x — различия значимы при P = 0.95; xx — при P = 0.99; xxx — P = 0.999. Объем выборок см. в табл. 1.

В популяции 3 *P. aviculare* и *P. calcatum* достоверно (P = 0.95) отличались друг от друга по средним значениям 12 признаков из 16. Не обнаружено достоверных различий по индексу листа, индексу брактей, индексу околоцветника и индексу плода. *P. arenastrum* достоверно отличается от *P. calcatum* по средним значениям 9 и 12 признаков, от *P. aviculare* — по 4 из 12. Таким образом, по средним значениям большинства признаков *P. arenastrum* ближе к *P. aviculare.* По средним значениям 11 признаков из 16 *P. arenastrum* занимает промежуточное положение между *P. calcatum* и *P. aviculare.*

В обеих изученных популяциях *P. aviculare* и *P. calcatum* достоверно различаются по 9 признакам: длине главного побега, длине и ширине листа, длине околоцветника и его долей, длине и ширине плода, длине выступающей верхушки плода и числу тычинок. В популяции 1 к ним добавляется также индекс плода, в популяции 3 — длина и ширина брактей, длина трубки околоцветника.

Многомерный анализ морфологических признаков

Популяция 1. В пошаговый дискриминантный анализ было включено 60 образцов четырех видов: *P. calcatum* (1), *P. arenastrum* (2), *P. aviculare* (3) и *P. monspeliense* (4) (табл. 1; рис. 1, *а*). В ходе пошаговой процедуры анализа из 16 признаков были отобраны 9 признаков, дающих наибольший вклад в разделение групп: длина главного побега, ширина листа, длина брактей, длина долей околоцветника, длина трубки околоцветника, индекс расчленения околоцветника, индекс плода, длина выступающей верхушки плода, число тычинок. Результаты канонического анализа по 9 признакам в осях первой и второй канонических переменных по-

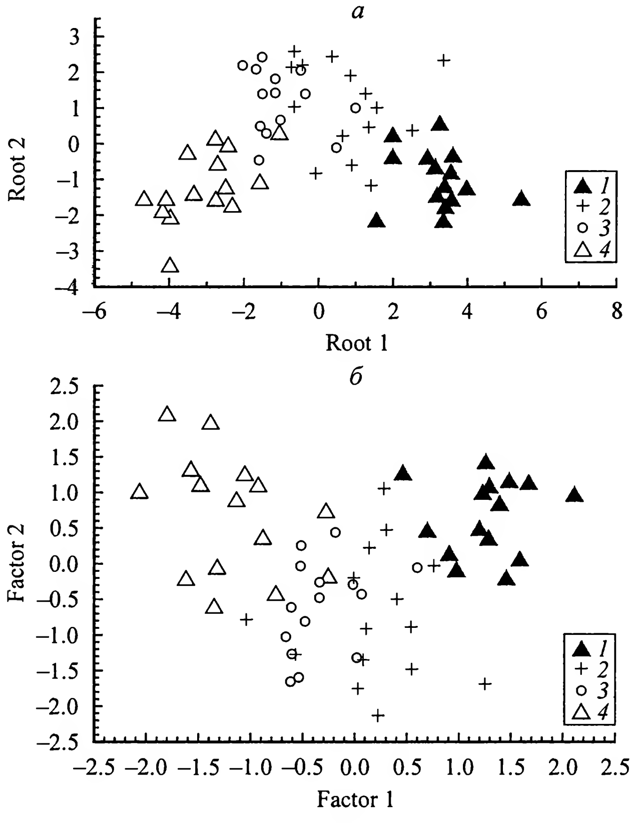

Рис. 1. Результаты анализа канонических переменных (*а*) и факторного анализа (*б*) по 9 признакам для 60 образцов *Polygonum calcatum* (*1*), *P. arenastrum* (*2*), *P. aviculare* (*3*) и *P. monspeliense* (*4*) из смешанной популяции 1.

а — двумерная диаграмма разброса образцов в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных; *б* — двумерная диаграмма разброса образцов в осях фактора 1 (ось абсцисс) и фактора 2 (ось ординат).

казали частичное перекрывание облаков, соответствующих 4 таксонам (рис. 1, *а*). Вдоль первой канонической оси облака *P. monspeliense*, *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. calcatum* последовательно сменяют друг друга, при этом облака *P. monspeliense* и *P. calcatum* наиболее удалены друг от друга, а облака *P. aviculare* и *P. arenastrum* занимают положение между ними. Доля верно классифицированных образцов составляет 86.67 %. Собственное значение первой канонической оси составляет 5.7, что свидетельствует о хорошем разделении групп вдоль этой оси. Наибольшие стандартизованные коэффициенты для первой канонической оси имеют признаки: число тычинок (–0.64), индекс расчленения околоцветника (–0.82). *P. calcatum* имеет наименьшее число тычинок и наименьшую степень расчленения околоцветника, у *P. monspeliense* эти признаки принимают наибольшие значения. Наибольшие стандартизованные коэффициенты для второй канонической оси имеет длина трубки околоцветника (0.50).

При обработке того же массива данных методом факторного анализа с использованием 9 признаков из 16, отобранных в ходе пошагового дискриминантного анализа, первые 3 фактора объясняли 70.93 % изменчивости данных (рис. 1, *б*). В осях первого и второго факторов наблюдается хорошее разделение образцов двух таксонов — *P. calcatum* и *P. monspeliense*, занимающих крайние положения в общем облаке; образцы *P. aviculare* и *P. arenastrum* располагаются между ними. Облака *P. monspeliense* и *P. aviculare* примыкают друг к другу и отчасти перекрываются. Образцы *P. arenastrum* располагаются между общей группой из образцов *P. monspeliense* и *P. aviculare* и группой образцов *P. calcatum*, связывая их в единое облако. Наибольшие нагрузки на ось первого фактора дают индекс околоцветника (–0.79), число тычинок (–0.82) и длина главного побега (–0.74). У *P. calcatum* значения этих признаков минимальны, у *P. monspeliense* — максимальны. Наибольшие нагрузки на ось второго фактора дают длина околоцветника (–0.81) и длина трубки околоцветника (–0.87), однако проекции облаков всех групп на нее сильно перекрываются.

Популяция 3. В пошаговый дискриминантный анализ смешанной популяции из г. Волгограда (табл. 1; рис. 2, *б*), включающей *P. calcatum* (1), *P. arenastrum* (2) и *P. aviculare* (3), ввели 16 морфологических признаков. В ходе анализа было отобрано 6 признаков, дающих наибольший вклад в разделение групп: длина главного побега, ширина листа, индекс брактей, индекс расчленения околоцветника, длина плода, число тычинок. Эти признаки были использованы в анализе канонических переменных. Результаты показали значимое и хорошее разделение всех 3 групп в осях первой и второй канонических переменных (рис. 2, *а*), причем *P. arenastrum* занимает промежуточное положение между группами образцов *P. calcatum* и *P. aviculare*. О хорошем разделении свидетельствуют значение Wilks' Lambda, равное 0.058 и собственное значение первой канонической оси, равное 8.72, вдоль которой расположились группы образцов. Доля верно классифицированных образцов составила 96.7 %. Наибольшие стандартизованные коэффициенты для первой канонической оси имели признаки: длина плода (–1.03) и число тычинок (–0.80), для второй канонической оси — длина главного побега (–0.70) и индекс брактей (–0.73).

В факторном анализе тех же данных с экстракцией главных факторов по методу главных компонент использовали 6 признаков, отобранных в ходе пошагового дискриминантного анализа (рис. 2, *б*). Два первых фактора объясняют 60.1 % общей дисперсии данных. Наибольшие нагрузки на фактор 1 имеют: длина главного побега (–0.70), ширина листа (–0.87), длина плода (–0.79), число тычинок (–0.87). Для второго фактора это индекс брактей (0.82) и индекс расчленения околоцвет-

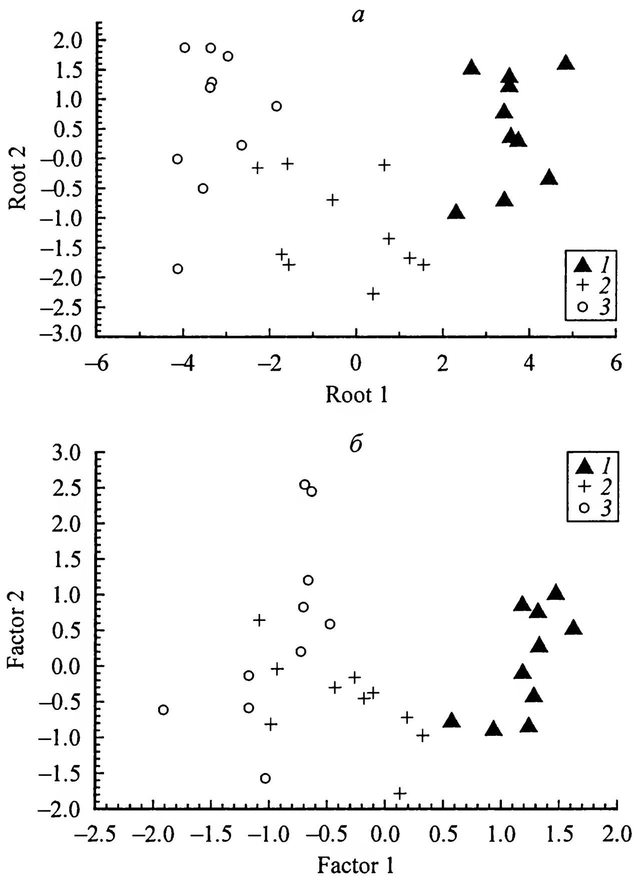

Рис. 2. Результаты анализа канонических переменных (*а*) и факторного анализа (*б*) по 6 признакам для 30 образцов *Polygonum calcatum* (*1*), *P. arenastrum* (*2*) и *P. aviculare* (*3*) из смешанной популяции 3.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ника (0.73). 3 группы образцов, соответствующие трем видам, сменяют друг друга вдоль оси первого фактора. В пространстве 1 и 2 факторов облака *P. calcatum* и *P. arenastrum* хорошо обособлены и практически не перекрываются, однако некоторые образцы *P. arenastrum* попадают в достаточно рыхлое облако *P. aviculare*. Проекции образцов всех 3 групп на ось второго фактора сильно перекрываются.

Объединенная выборка. Объединив данные по 3 видам (*P. calcatum*, *P. arenastrum* и *P. aviculare*) из популяций 1 и 3, мы выполнили для них процедуру пошагового дискриминантного анализа, включив в него 16 признаков. Из них было отобрано 10 признаков, вносящих максимальный вклад в разделение групп: длина главного побега, ширина и индекс листа, ширина брактей, длина долей околоцветника, длина, ширина и индекс плода, длина выступающей верхушки плода и число тычинок.

Эти признаки были использованы в анализе канонических переменных (рис. 3, *а*). По его результатам образцы, соответствующие *P. calcatum* и *P. aviculare*, образуют достаточно компактные облака, которые в осях первой и второй канонических переменных хорошо обособлены друг от друга. Образцы *P. arenast-*

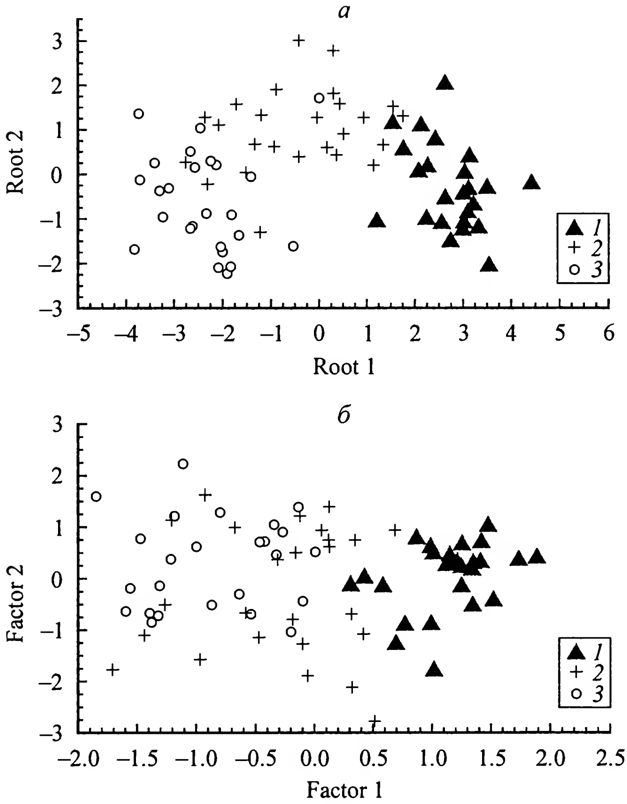

Рис. 3. Результаты анализа канонических переменных (*а*) и факторного анализа (*б*) по 10 признакам для 90 образцов *Polygonum calcatum* (*1*), *P. arenastrum* (*2*), *P. aviculare* (*3*) объединенной выборки из смешанных популяций 1 и 3.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

rum занимают пространство между ними, их облако практически не перекрывается с облаком *P. calcatum*, но перекрывается с облаком *P. aviculare*. Для первой канонической оси наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют признаки: число тычинок (−0.54), которое у *P. calcatum* минимально, длина выступающей верхушки плода (−0.60) и длина долей околоцветника (−0.50), для второй — индекс плода и ширина плода (1.77 и 1.61).

Используя эти же данные и те же 10 признаков, провели факторный анализ объединенной выборки (рис. 3, *б*). Первые 3 фактора объясняют 79.1 % общей изменчивости данных. В общем облаке образцы *P. aviculare* и *P. calcatum* занимают крайние положения, причем подоблако *P. calcatum* наиболее компактно и обособлено, а подоблако *P. arenastrum* занимает промежуточное положение, значительно перекрываясь с подоблаком *P. aviculare*. Наибольшую нагрузку на ось первого фактора дают признаки: ширина листа (−0.81), длина долей околоцветника (−0.82), длина плода (−0.88) и число тычинок (−0.76). Эти признаки у *P. calcatum* принимают минимальные значения. Наибольшую нагрузку на ось второго фактора дает индекс плода (−0.86), однако проекции образцов 3 таксонов на нее сильно перекрываются.

Фертильность пыльцы. В популяциях 1 и 3 не было обнаружено существенных различий между таксонами по фертикальности пыльцы. У *P. calcatum* фертильность пыльцы варьировала в широких пределах: 60.8—88.4 % (популяция 1) и

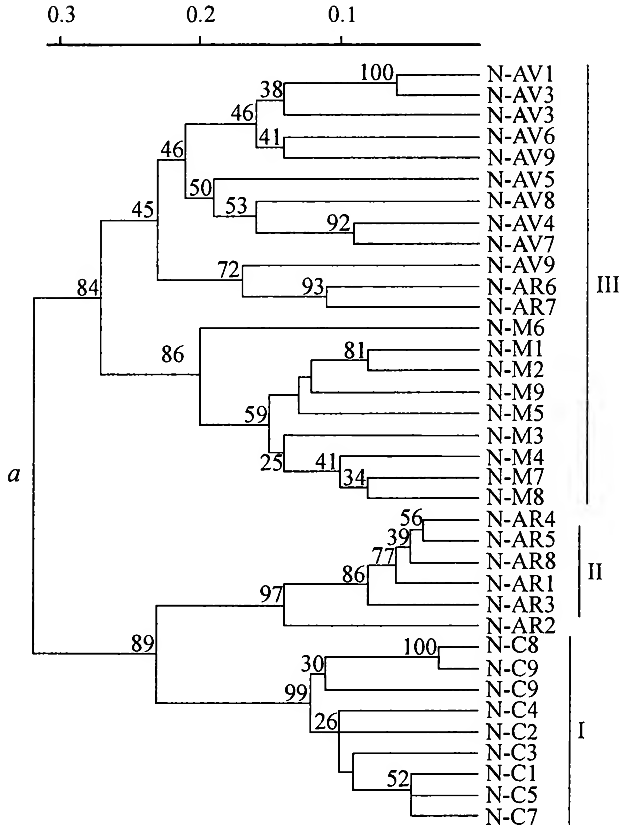

Рис. 4. Дендрограммы для образцов изученных видов *Polygonum* из 3 популяций, построенные методом UPGMA по результатам RAPD-анализа.

а — популяция 1; *б* — популяция 2; *в* — популяция 3. Наименования образцов указаны в табл. 1. Римскими цифрами обозначены выявляемые кластеры. Указаны генетические расстояния и значения бутстрепа, превышающие 25 %.

61.0—97.1 % (популяция 3). У *P. aviculare* фертильность пыльцы была в среднем выше, но также варьировала: 85.1—96.6 % (популяция 1) и 85.2—99.3 % (популяция 3). В таких же пределах изменялся процент фертильности пыльцы у *P. arenastrum*: 86.8—95.2 % (популяция 1) и 74.9—98.2 % (популяция 3). Лишь у отдельных образцов *P. arenastrum* фертильность пыльцы составила 36 %.

RAPD-анализ. Метод RAPD-анализа успешно применяется при определении межвидовой гибридизации у растений (Arnold et al., 1991; Arnold, 1993; Tovar-Sánchez, Oyama, 2004). Поэтому мы использовали его для проверки гипотезы о гибридной природе *P. arenastrum*, чье происхождение связывают со скрещиванием *P. aviculare* и *P. calcatum*.

Все использованные в работе праймеры эффективно обеспечивали синтез специфических и воспроизводимых наборов фрагментов (ампликонов). Число ампликонов в зависимости от используемого праймера составляло от 8 до 20, их размеры варьировали в пределах 300—2000 пн. Все образцы рассматриваемых видов имели специфические RAPD-спектры, различавшиеся числом ампликонов, их размерами и степенью выраженности. Наряду с общими ампликонами бóльшую часть спектров составляют фрагменты, которые присутствуют лишь у части образцов и являются полиморфными маркерами исследуемых ДНК.

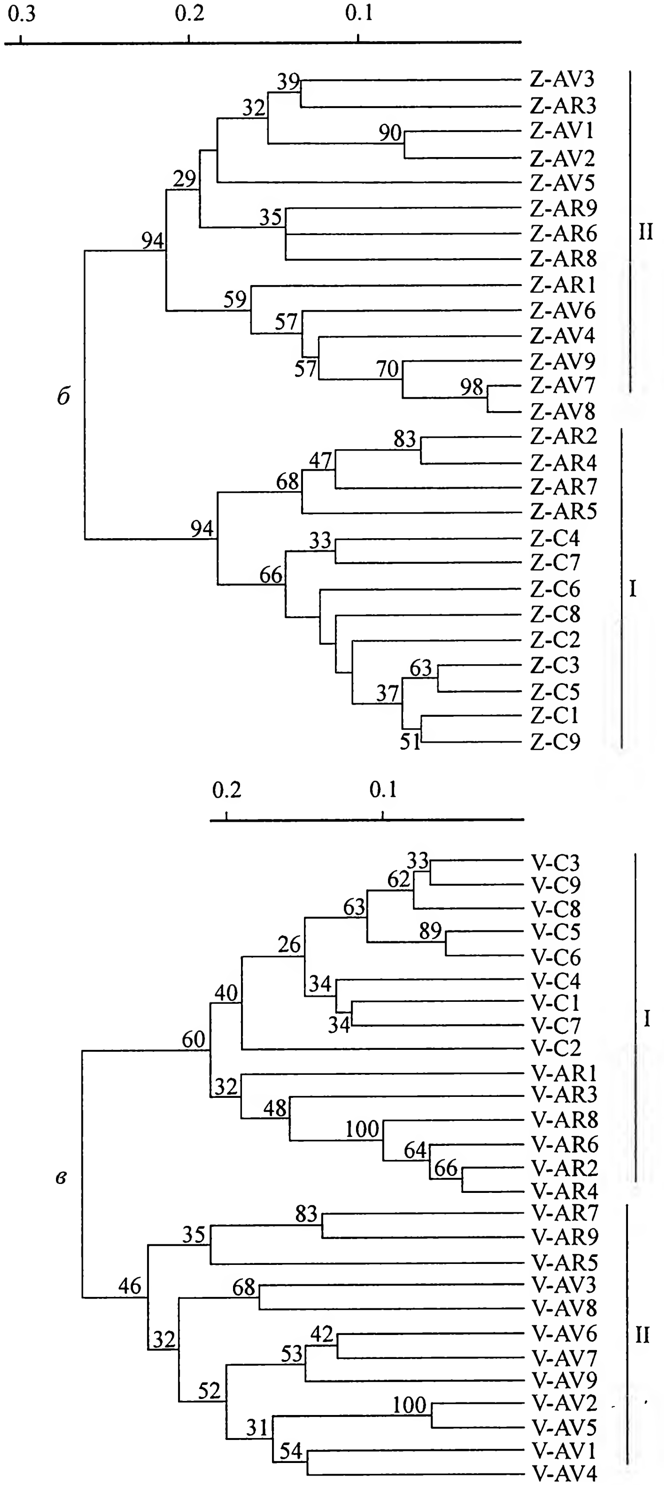

Рис. 4 (*продолжение*).

Первоначально для определения внутривидового и межвидового полиморфизмов были исследованы образцы видов из каждой смешанной популяции (табл. 1). По результатам этого анализа из 3 популяций было отобрано по 3 образца *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. calcatum* с максимально различающимися RAPD-спектрами, которые затем анализировали совместно.

Всего при молекулярном анализе геномов *P. aviculare*, *P. arenastrum*, *P. calcatum* и *P. monspeliense* получено: 147 RAPD-фрагментов — для популяции 1, 104 — для популяции 2, 120 — для популяции 3 и 146 — для смешанной выборки образцов *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. calcatum* из всех 3 популяций.

Популяция 1. На дендрограмме (UPGMA) выявляются 3 хорошо поддерживаемые бутстрепом кластера, соответствующие *P. calcatum* (I), *P. arenastrum* (II) и *P. aviculare* + *P. monspeliense* (III) (рис. 4, *а*). При этом в кластере III выделяется с высокой поддержкой группа *P. monspeliense* и 2 субкластера, образованных 9 экземплярами *P. aviculare* и 3 экземплярами *P. arenastrum*. Следует отметить, что уровень бутстреп-поддержки для этих субкластеров невысок.

Экземпляры, входящие в кластер III, в целом генетически более полиморфны, чем *P. calcatum* и *P. arenastrum*, однако генетическое расстояние для особей *P. aviculare* + *P. monspeliense* сравнимо с таковыми для *P. aviculare* из прочих популяций (табл. 4).

Популяция 2. На дендрограмме (UPGMA) выделяются 2 кластера, имеющие высокий уровень бутстреп-поддержки (рис. 4, *б*). Первый включает образцы *P. calcatum* и часть образцов *P. arenastrum*, тогда как второй — образцы *P. aviculare* и остальные образцы *P. arenastrum*. Растения *P. calcatum* образуют единый субкластер. Образцы *P. arenastrum* генетически более вариабельны, чем *P. calcatum* и *P. aviculare*, что проявляется в более высоком значении среднего генетического расстояния между ними (табл. 4).

Популяция 3. Дендрограмма (UPGMA) представлена двумя кластерами: *P. calcatum* и *P. arenastrum* (I), и *P. aviculare* и *P. arenastrum* (II) (рис. 4, *в*). *P. calcatum* и *P. aviculare* образуют отдельные субкластеры, тогда как образцы *P. arenastrum* входят в состав как I, так и II субкластеров. Образцы *P. arenastrum* генетически более гетерогенны, чем образцы *P. calcatum* и *P. aviculare* (табл. 4).

Объединенная выборка из трех популяций. В объединенной выборке из 27 образцов *P. calcatum*, *P. aviculare* и *P. arenastrum* из 3 популяций RAPD-фрагменты длиной 1200 пн (праймер OPA-08), 900, 800 и 450 пн (праймер AE13), 620 и 300 пн (праймер R03) присутствовали в RAPD-спектрах всех видов и характеризовали группу таксонов в целом (табл. 5).

Кроме того, были выявлены видоспецифичные фрагменты, присутствующие в спектрах только одного вида, которые могут служить его молекулярными мар-

ТАБЛИЦА 4

Внутривидовые и межвидовые генетические расстояния исследованных видов *Polygonum* L.

Генетическое расстояние между особями в пределах вида	Популяции			Смешанная выборка из популяций 1—3
	1	2	3	
P. aviculare	0.21	0.21	0.22	0.19
P. arenastrum	0.34	0.36	0.29	0.51
P. calcatum	0.12	0.12	0.18	0.34
P. aviculare и *P. monspeliense*	0.26	—	—	—
Между видами	0.32	0.36	0.29	0.51

ТАБЛИЦА 5

Номера образцов видов *Polygonum*, вошедших в объединенную выборку

Виды	№	Название образца	Виды	№	Название образца
P. aviculare	1	N-AV2	*P. arenastrum*	15	Z-AR15
	2	N-AV4		16	VK-AR2
	3	N-AV5		17	VK-AR3
	4	Z-AV13		18	VK-AR7
	5	Z-AV14	*P. calcatum*	19	N-C1
	6	Z-AV15		20	N-C2
	7	VK-AV1		21	N-C3
	8	VK-AV4		22	Z-C13
	9	VK-AV8		23	Z-C14
P. arenastrum	10	N-AR1		24	Z-C15
	11	N-AR2		25	VK-C2
	12	N-AR3		26	VK-C4
	13	Z-AR13		27	VK-C7
	14	Z-AR14			

керами. Это фрагменты длиной 750 пн (OPA-08), присутствующие у *P. aviculare*, фрагменты длиной 500 пн (OPA-08), присутствующие у *P. calcatum*. Обнаружены также фрагменты, общие для *P. aviculare* и *P. arenastrum* (1100 пн — OPA-16, 700 — R03, 750 — AE 13, 850 — OPA-08); общие для *P. calcatum* и *P. arenastrum* (450 пн — OPA-16, 1200 — R 03, 500 — AE13, 500 — OPA-08).

На дендрограмме (UPGMA) четко выделяются 2 кластера: в первый попадают представители *P. calcatum* и *P. arenastrum*, во второй — *P. aviculare* и *P. arena-*

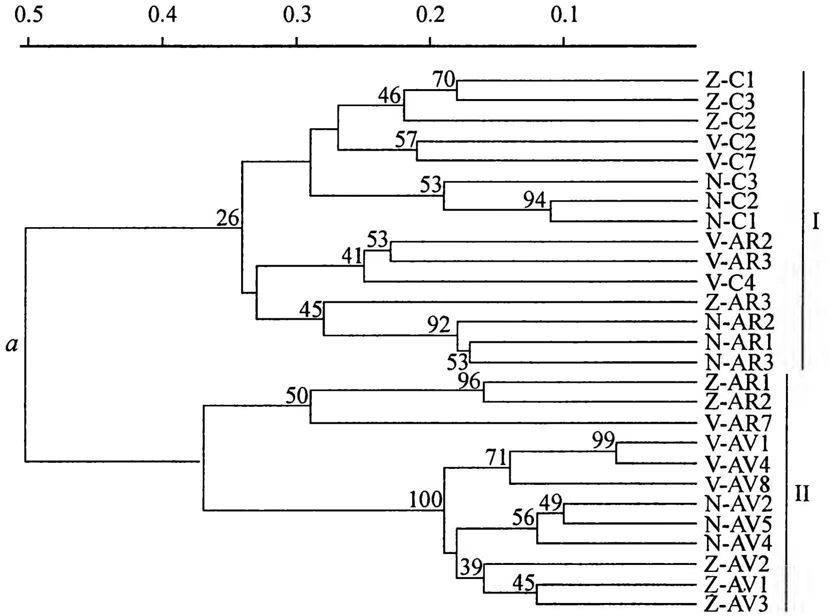

Рис. 5. Дендрограммы для смешанной выборки образцов изученных видов *Polygonum* из 3 популяций, построенные методами UPGMA (*а*), NJ (*б*) и split decomposition (*в*) по 146 бинарным признакам присутствия/отсутствия ампликонов одинакового размера в RAPD-спектрах 27 геномов.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

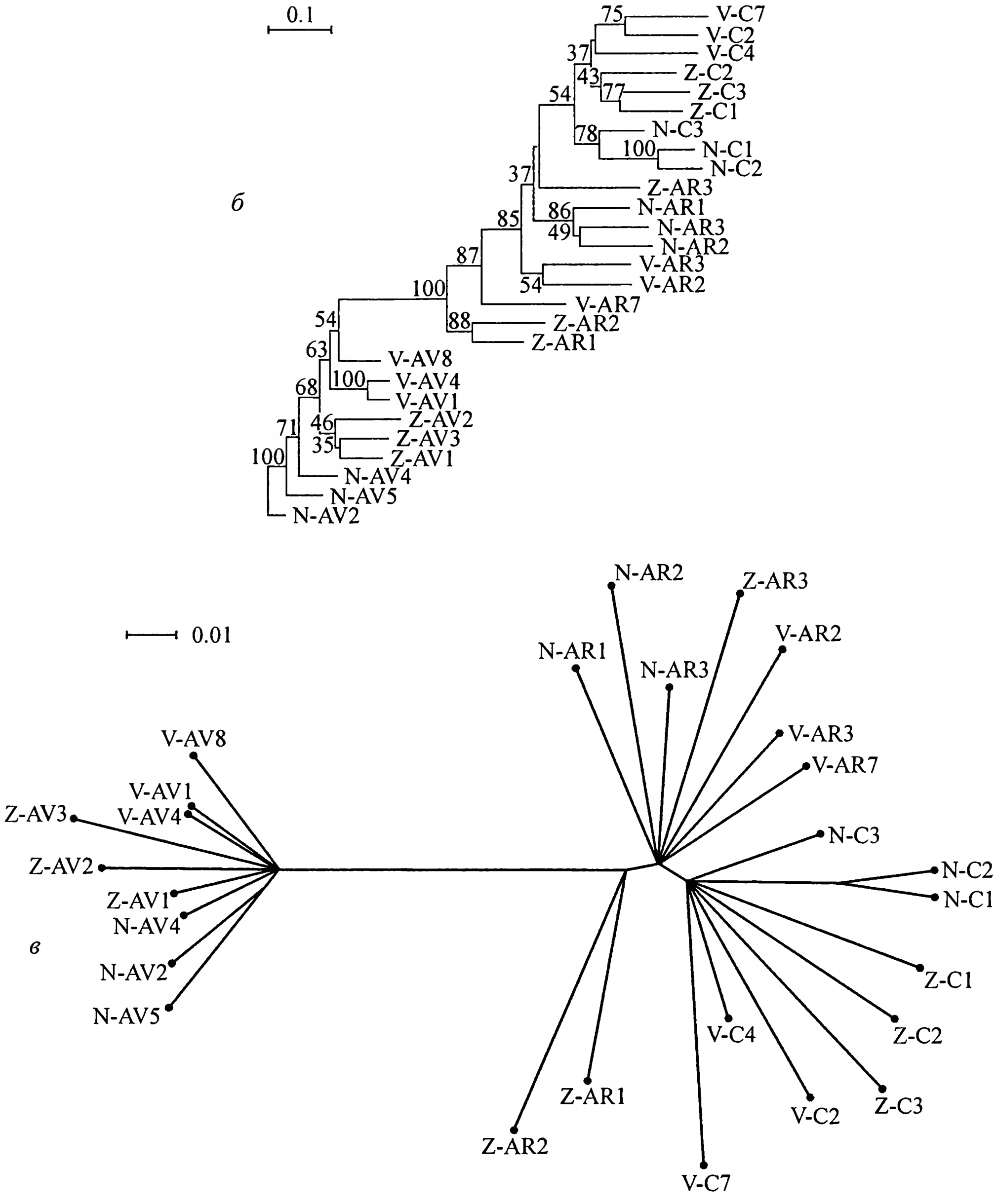

Рис. 5 (*продолжение*).

strum (рис. 5, *а*). Кластер I, в свою очередь, можно разделить на 2 субкластера, один из которых включает исключительно образцы *P. calcatum* (5 из 6), а второй — 6 и 9 образцов *P. arenastrum* и образец V-C4 *P. calcatum*. Кластер II также делится на субкластеры, и один из них объединяет только все образцы *P. aviculare*. Образцы *P. arenastrum* отличаются большей генетической гетерогенностью по сравнению с образцами *P. calcatum* и *P. aviculare* (табл. 4).

На генеалогическом NJ-дереве (рис. 5, *б*) образцы *P. arenastrum* образуют граду, занимающую промежуточное положение между *P. aviculare* и *P. calcatum* ближе к последнему. При этом перемешивания образцов *P. arenastrum* и *P. calcatum* не происходит.

При анализе объединенной выборки на NJ- и UPGMA-дендрограммах образцы *P. calcatum* и *P. aviculare* из разных популяций группируются в соответствии с происхождением. Для *P. arenastrum* это наблюдается только для популяции 1.

На графе неоднозначного разбиения split decomposition (рис. 5, *в*) образцы *P. arenastrum* занимают промежуточное положение между предполагаемыми родительскими видами, но ближе к *P. calcatum*.

Обсуждение результатов

Результаты исследования морфологической изменчивости *P. calcatum*, *P. aviculare* и *P. arenastrum* в смешанных популяциях из Москвы и Волгограда в целом совпадают с результатами исследования тех же видов в популяциях из г. Москвы (территория МГУ), Московской и Костромской областей (Юрцева, Крамина, 2003).

Изучение морфологической изменчивости *P. calcatum*, *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. monspeliense* в смешанных популяциях 1 и 3 показало, что *P. calcatum* и *P. aviculare* достоверно различаются по средним значениям 9 морфологических признаков. Среди этих признаков — длина главного побега, длина и ширина листа, длина околоцветника и его долей, длина и ширина плода, длина выступающей верхушки плода и число тычинок. Это служит подтверждением того, что *P. calcatum* и *P. aviculare* — «хорошие» виды. В популяции 1 к признакам добавляется индекс плода, в популяции 3 — длина и ширина брактей, длина трубки околоцветника. Нет значимых различий по таким параметрам, как индекс листа, индекс брактей и индекс плода.

По средним значениям большинства морфологических признаков в обеих смешанных популяциях *P. arenastrum* гораздо ближе к *P. aviculare*, чем к *P. calcatum*, *P. arenastrum* не имеет значимых отличий от *P. aviculare* по 14 признакам из 16 в популяции 1 и по 10 признакам из 16 признаков в популяции 3.

Применение многомерных методов анализа показало хорошую обособленность *P. aviculare* и *P. calcatum* при неизменно промежуточном положении образцов *P. arenastrum*.

Результаты многомерного анализа популяции 1 показали, что образцы *P. arenastrum* занимают промежуточное положение между *P. calcatum*, с одной стороны, и *P. aviculare* с *P. monspeliense*, с другой, частично перекрываясь с общим облаком двух последних таксонов.

В популяции 3 *P. aviculare*, *P. calcatum* и *P. arenastrum* достаточно хорошо обособлены по совокупности морфологических признаков. При этом образцы *P. arenastrum* в осях 1 и 2 факторов располагаются между *P. aviculare* и *P. calcatum*, тяготея больше к *P. aviculare*.

При анализе объединенных данных по 3 таксонам из популяций 1 и 3 оказалось, что образцы *P. aviculare*, *P. arenastrum* и *P. calcatum* достаточно хорошо разделяются методом пошагового дискриминантного и канонического анализа, но плохо — методом главных компонент. При этом образцы *P. arenastrum* занимают промежуточное положение, значительно перекрываясь с облаком *P. aviculare*. Таким образом, во всех случаях картина взаимного расположения облаков оказывается сходной.

Однако в изученных популяциях довольно разные признаки играют наиболее важную роль для дискриминации таксонов. В популяции 1 — число тычинок, индекс расчленения околоцветника, длина трубки околоцветника. В популяции 3 —

число тычинок, длина плода, длина главного побега, индекс брактей. В объединенной выборке — число тычинок, длина выступающей верхушки плода, длина долей околоцветника, индекс плода, ширина плода. Во всех ситуациях наиболее надежным признаком для различения таксонов служит число тычинок, к которому прибавляются размерные признаки околоцветника и плода.

Как и при изучении материала с территории МГУ (Юрцева, Крамина, 2003), при исследовании популяций 1 и 3 методами многомерного анализа образцы *P. calcatum* образуют более компактную группу, т. е. *P. calcatum* менее изменчив по сравнению с *P. aviculare* и *P. arenastrum*. Возможно, это связано с тем, что *P. calcatum* обычно представлен диплоидами (редко тетраплоидами), а *P. arenastrum* и *P. aviculare* — тетраплоидами и гексаплоидами (Юрцева, 2002). Для растений комплекса *P. aviculare* L. s. l. показана положительная связь между уровнем плоидности и уровнем энзимного полиморфизма (Meerts et al., 1998). Очевидно, есть также связь между уровнями плоидности и изменчивости морфологических признаков. Более высокий уровень плоидности, как правило, обусловливает увеличение общих размеров растений, их листьев, цветков и плодов. В одинаково высоком уровне плоидности — одна из возможных причин большего сходства *P. arenastrum* с *P. aviculare*, нежели с *P. calcatum* как по отдельно взятым признакам, так и по их совокупности. Вторая возможная причина большего сходства *P. arenastrum* с *P. aviculare* — преимущественный бэкроссинг *P. arenastrum*.

Результаты RAPD-анализа, выполненного для этих таксонов впервые, также свидетельствуют о наибольшей обособленности *P. aviculare* и *P. calcatum*. Во всех вариантах молекулярного анализа (образцов из смешанных популяций 1—3 и объединенной выборки 27 образцов из 3 популяций) *P. aviculare* и *P. calcatum* максимально удалены друг от друга. Они обладают видоспецифичными ампликонами, позволяющими разграничить эти виды по молекулярным данным.

При анализе фрагментов ДНК методом UPGMA во всех случаях четко выделялись кластеры образцов *P. calcatum* и *P. aviculare*, а образцы *P. arenastrum* попадали в оба кластера, распределяясь между ними. В спектрах отдельных образцов *P. arenastrum* присутствуют ампликоны, специфичные как для *P. aviculare*, так и для *P. calcatum*.

Анализ как отдельных популяций, так и объединенной выборки из 3 популяций показал, что *P. arenastrum* обладает наибольшей генетической вариабельностью — среднее генетическое расстояние между образцами для *P. arenastrum* оказалось самым высоким (табл. 4). По результатам UPGMA (рис. 5, *а*) образцы *P. aviculare*, *P. calcatum* и *P. arenastrum*, происходящие из разных популяций, группируются в соответствии с их географическим происхождением (за исключением образцов V-C4, Z-AR3, V-AR7). Однако по результатам NJ (рис. 5, *б*) группировка образцов в соответствии с их происхождением соблюдается только для *P. aviculare* и *P. calcatum*. Образцы *P. arenastrum* из разных популяций не формируют отдельных субкластеров, что является еще одним свидетельством большего генетического разнообразия этого вида. Гетерогенность этого таксона можно объяснить за счет происхождения от разных родительских линий. Это дает основания рассматривать *P. aviculare* и *P. calcatum* в качестве исходных таксонов, за счет гибридизации которых мог появиться *P. arenastrum*. Гипотезу о гибридогенном происхождении *P. arenastrum* подтверждают и результаты split decomposition и NJ анализов: образцы *P. arenastrum* занимают промежуточное положение между предполагаемыми родительскими видами (рис. 5, *б*, *в*).

Результаты RAPD-анализа свидетельствуют о большой близости *P. arenastrum* к *P. calcatum*, тогда как морфологический анализ сближает *P. arenastrum* с *P. avi-*

culare. Этот результат свидетельствует о слабой корреляции изменчивости морфологических и генотипических признаков, т. е. об определенной независимости признаков фенотипа и генотипа.

При сравнении *P. monspeliense* с *P. aviculare* по морфологическим признакам в смешанной популяции 1 оказалось, что достоверно различаются средние значения лишь 6 признаков из 16. У *P. monspeliense* по сравнению с *P. aviculare* намного длиннее и шире брактеи, короче околоцветники и плоды, короче трубка околоцветника, выше степень его расчленения (IP). Перечисленные особенности сближают его с *P. arenastrum*.

С другой стороны, результаты многомерного анализа популяции 1 показали, что по совокупности морфологических признаков *P. aviculare* и *P. monspeliense* наиболее близки друг к другу.

Близость *P. monspeliense* к *P. aviculare* была подтверждена и методом RAPD-анализа. На UPGMA-дендрограмме (рис. 4, *а*) образцы *P. aviculare* и *P. monspeliense* попадают в единый кластер. Это дает основание считать, что исследованные образцы относятся к одному таксону и подтверждает правильность включения *P. monspeliense* в состав *P. aviculare* L. s. str., что принято в большинстве отечественных и зарубежных флор (Webb, Chater, 1964; Цвелёв, 1979, 1986, 1996; Akeroyd et al., 1993; Karlsson, 2000).

Выводы

1. Результаты одномерного и многомерного анализов морфологических признаков и фрагментов ДНК, полученных методом RAPD, показали достоверность различий *Polygonum aviculare* и *P. calcatum*. Виды различаются по средним значениям таких признаков, как длина главного побега, длина и ширина листа, длина околоцветника и его долей, длина и ширина плода, длина выступающей верхушки плода и число тычинок. *P. aviculare* и *P. calcatum* обладают видоспецифичными ампликонами, позволяющими разграничить эти виды по молекулярным данным.
2. Изучение морфологической изменчивости *P. arenastrum* свидетельствует о его промежуточном положении между *P. aviculare* и *P. calcatum*. По результатам RAPD-анализа *P. arenastrum* имеет фрагменты, общие для него и каждого из перечисленных видов. *P. arenastrum* обладает наибольшим генетическим полиморфизмом. Положение его образцов на дендрограммах (UPGMA, NJ, split decomposition) среди образцов двух других видов или между ними подтверждает гипотезу о гибридогенной природе *P. arenastrum* за счет скрещивания *P. aviculare* и *P. calcatum*.
3. Сравнение результатов анализа морфологических признаков и молекулярных данных свидетельствует об определенной независимости признаков фенотипа и генотипа.
4. Изучение морфологической изменчивости и генетического полиморфизма показало высокое сходство *P. aviculare* и *P. monspeliense*. Это подтверждает правильность включения *P. monspeliense* в состав *P. aviculare* L. s. str.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-49237 и 03-04-48960), а также программы «Научные школы» (проект НШ-1712.2003.4).

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Тупицына Н. Н. Polygonum L. // Флора Сибири. Т. 5. Новосибирск, 1992. С. 125—133.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1979. Т. 15. С. 128—142.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 103—117.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб., 1996. С. 136—150.

Юрцева О. В. Самоопыление у видов родства *Polygonum aviculare* L. (*Polygonum* subsect. *Polygonum*) // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 61—67.

Юрцева О. В. Хромосомные числа видов рода *Polygonum* L., секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) из России и сопредельных стран // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 151—153.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. Изменчивость видов подсекции *Polygonum* рода *Polygonum* (*Polygonaceae*) в связи с возможной гибридизацией // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 9—25.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. О гибридном происхождении *Polygonum boreale* на Белом море // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 781—796.

Akeroyd J. R., Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 91—97.

Arnold M. L. Iris nelsonii (*Iridaceae*): origin and genetic composition of a homoploid hybrid species // Am. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 577—591.

Arnold M. L., Buckner C. M., Robinson J. J. Pollen-mediated introgression and hybrid speciation in Louisiana irises // Proc. Nation. Acad. Sci., USA. 1991. Vol. 80. P. 1398—1402.

Bandelt H.-J., Dress A. Split decomposition: a new and useful approach to phylogenetic analysis of distance data // Mol. Phyl. Evol. 1992. Vol. 1. N 3. P. 242—252.

Gasquez J., Compoint J.-P., Barralis G. et al. Essai de taxonomie d'une espèce adventice annuelle: *Polygonum aviculare* s. l. // Ann. Amèliorat. Pl. 1978. T. 28. P. 567—577.

Hunson D. H. SPLITSTREE: a program for analyzing and visualizing evolutionary data // Bionformatics. 1998. Vol. 14. P. 68—73.

Karlsson T. Polygonum L. // Flora Nordica. Stockholm, 2000. Vol. 1. P. 254—273.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd 2. Teil. 2. 705 S.

Lindman C. A. M. Polygonum calcatum nov. spec. inter *Avicularia* // Bot Notis. 1904. S. 139—144.

Lindman C. A. Wie ist Kollektiwart *Polygonum aviculare* zu spalten? // Svensk Bot. Tidskrift. 1913. Bd 6. Hf 3. S. 673—696.

Lousley J. E., Kent D. H. Docks and knotweeds of the British Isles // Bot. Soc. British Isles. London, 1981. 205 p.

Löve A., Löve D. Chromosomes and taxonomy of eastern-north american *Polygonum* // Can. J. Bot. 1956. Vol. 34. N 4. P. 501—521.

Meerts P., Briane J.-P., Lefèbvre C. A numerical taxonomy study of the *Polygonum aviculare* complex (*Polygonaceae*) in Belgium // Pl. Syst. Evol. 1990. Vol. 173. P. 71—89.

Meerts P., Lefèbvre C. Population variation and adaptation in the specific complex *Polygonum aviculare* L. // Acta Oecologia. 1988. Vol. 9. N 1. P. 105—107.

Meerts P., Vekemans X. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural population of *Polygonum aviculare* subsp. *aequale* // Acta Oecologia. 1991. Vol. 12. N 2. P. 203—212.

Meerts P., Baya T., Lefèbvre C. Allozyme variation in the annual weed species complex *Polygonum aviculare* (*Polygonaceae*) in relation to ploidy level and colonyzing ability // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 211. P. 239—256.

Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci., USA. 1979. Vol. 76. P. 5269—5273.

Persoon C. H. Synopsis Plantarum. Paris, 1805. T. 1. 546 p.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstruction of phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

Schmid K. Untersuchungen an *Polygonum aviculare* s. l. in Bayern // Mitteilungen der Botanishen Staatssamlung. München, 1983. Bd 19. S. 29—149.

Scholz H. Bemerkungen zur Mermalsgeographie des *Polygonum aviculare*, insbesondere des *P. arenastrum* // Verhandlungen des Botanishen Vereins der Provinz Brandenburg. 1977. Bd 113. S. 13—22.

Styles B. T. The taxonomy of *Polygonum aviculare* and its allies in Britain // Watsonia. 1962. Vol. 5. Pt 4. P. 177—214.

Tovar-Sánchez E., Oyama K. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (*Fagaceae*) in Mexico: morphological and molecular evidence // Am. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 9. P. 1352—1363.

Tukey J. W. Comparing individual means in analysis of variance // Biometrics. 1949. Vol. 5. P. 99.

Van De Peer Y., De Wachter R. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft; Windows environment // Comput. Applic. Biosci. 1994. Vol. 10. P. 569—570.

Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 76—80.

Wolf S. J., McNeill J. Synopsis and achene morphology of *Polygonum* section *Polygonum* (*Polygonaceae*) in Canada // Rhodora. 1986. Vol. 88. N 856. P. 457—479.

Wolf S. J., McNeill J. Cytotaxonomic studies on *Polygonum* section *Polygonum* in eastern Canada and the adjacent United States // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 647—652.

SUMMARY

Morphological variability and genetic polymorphism of plants, which we had assigned to *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum* and *P. monspeliense*, were studied in 3 mixed populations from Moscow (1 and 2) and Volgograd (3). The comparison of 16 morphological feature means in populations 1 (n = 60) and 3 (n = 30) by ANOVA (Tukey) showed that *P. aviculare* and *P. calcatum* significantly differ from each other by 9 features. *P. arenastrum* significantly differs from *P. calcatum* by most of the features, approaching to *P. aviculare.* By the results of stepwise DA and factor analysis, *P. arenastrum* falls between *P. aviculare* and *P. calcatum*, but nearer to *P. aviculare.*

By the results of RAPD analysis of the 4 taxa (90 specimens), *P. monspeliense* is highly similar to *P. aviculare*, *P. arenastrum* shared some amplicons with *P. aviculare* and *P. calcatum.* In cladograms based on the distance matrix (UPGMA, NJ and split decomposition), *P. aviculare* and *P. calcatum* formed two different clusters, *P. arenastrum* specimens were located or shared between them. Data analysis of a combined sample from the populations 1—3 resulted in groupings of the specimens in correspondence to species, and within the species — according to geographical origin of accessions. The data obtained confirm the hypothesis of hybrid origin of *P. arenastrum.*

УДК 581.522 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© С. М. Панченко

ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ КЛОНОВ *HUPERZIA SELAGO* (*HUPERZIACEAE*) НА ВОСТОКЕ ПОЛЕССКОЙ НИЗМЕННОСТИ

S. M. PANCHENKO. VEGETATIVE REPRODUCTION PECULIARITIES OF THE *HUPERZIA SELAGO* (*HUPERZIACEAE*) CLONES IN THE EASTERN PART OF THE POLESSIE PLAIN

Национальный природный парк «Деснянско-Старогутский»
41000 Украина, Сумская обл., г. Середина-Буда, ул. Новгород-Северская, 62
Факс (05451)9-14-49
E-mail: sepa74@yandex.ru
Поступила 01.11.2004
Окончательный вариант получен 15.06.2005

Представлены результаты мониторинга за состоянием 13 клонов *Huperzia selago* на востоке Полесской низменности и анализа гербарных материалов (LW, KW, CHER). Приведены количественные данные роста клонов и динамики их плотности. Выделено 3 морфологических типа клонов, отличающиеся высотой и разветвленностью ортотропных синтеломов, скоростью роста, а также динамикой плотности точек роста в клоне. Дана оценка продуктивности выводковых почек и показана ее зависимость от эколого-ценотических условий. Приводятся данные о распространении выводковых почек и вегетативного потомства. Указываются условия, необходимые для успешного вегетативного размножения.

Ключевые слова: вегетативное размножение, морфометрический анализ, рост клонов, выводковые почки, *Huperzia selago*.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) — реликтовый вид, имеющий обширный ареал, охватывающий тундру и лесные зоны обоих полушарий, острова Калимантан, Мадагаскар, Новая Зеландия (Флора..., 1936). Как компонент растительных сообществ очень редко бывает обильным. Охраняется в ряде государств (Мельник, 2000), включен в Красную книгу Украины, является редким для ряда областей России в том числе и Брянской (Червона..., 1996; Евстигнеев и др., 2000). На востоке Украинского Полесья известно около 30—35 местонахождений вида (Мельник, 2000; Панченко, 2000).

H. selago — вечнозеленый травянистый многолетник, по ряду морфологических признаков считается одним из наиболее примитивных среди сосудистых растений. Так, его синтеломы восходящие, ветвятся равнодихотомически и не делятся, как у видов *Lycopodiophyta*, на плагиотропные, отвечающие за разрастание клона, и ортотропные, производящие споры. Как и другие представители *Lycopodiophyta*, *H. selago* не имеет почек (Хохряков, 1975; Цвелёв, 1993). Нарастание синтеломов лишь верхушечное. Растет *H. selago* медленно. На Карельском перешейке ежегодный прирост составляет 2.3 см, а в тундре — 0.2—0.5 см. По массе годовой прирост составляет 8—10 % от веса еще зеленой части ортотропных синтеломов (далее ОС) (Селиванова-Городкова, 1965). Рост в высоту уравновешивается прижиманием ОС у основания к поверхности почвы и их укоренением в месте контакта с почвой (Воронина, 1981). В результате высота растения практически не изменяется, но со временем отдельные ОС удаляются от центра клона. Возникшие за счет вегетативного разрастания клоны *H. selago* можно отнести к варианту клонов-особей (Злобин, 1997). Их раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней единое целое. Такой способ разрастания приводит к увеличению плотности ОС на периферии клонов *H. selago* (Плотников, 1977). Вегетативное разрастание позже приводит к партикуляции. Образующиеся в результате этого клоны обычно имеют диаметр до 1 м. А. А. Орлов (2002) в центральной части Украинского Полесья нашел два клона *H. selago* с диаметром до 10 м.

Другой способ вегетативного размножения *H. selago* осуществляется при помощи выводковых почек. Они закладываются по одной на специальных филлоидах прироста текущего года. Форма выводковых почек овальная, в дорсо-вентральной плоскости они выпукло-вогнутые. Выводковые почки снабжены катапультирующим механизмом, позволяющим им распространяться на дистанцию до 50 см от родительского клона. В экстремальных условиях севера для некоторых форм *H. selago* вегетативное размножение при помощи выводковых почек является основным (Толмачев, 1960).

Самоподдержание отдельных куртин *H. selago* и формирование их групп на востоке Полесской низменности происходят в основном благодаря вегетативному размножению. Однако его закономерности не изучены. Поэтому основной целью нашей работы было выявление скорости вегетативного разрастания клонов *H. selago*, динамики их плотности, появления в онтогенезе клона способности к продуцированию выводковых почек, экологические и географические закономерности этого процесса, а также оценка продуктивности выводковых почек, формирующихся в клонах.

Материал и методика

Наблюдения проведены в течение 6 лет за 13 клонами в Сумской обл. Украины (клоны 1—12) и в Брянской обл. России (клон 13). Клоны 1—9 охраняются в национальном природном парке «Деснянско-Старогутский», а клон 13 — в охранной зоне заповедника «Брянский лес». В физико-географическом отношении территория является восточной частью Полесской низменности.

Климат региона умеренно теплый. Среднегодовая температура составляет 5.5—6 °С, средняя температура июля — 17—18 °С, января — -6—8 °С, годовое количество осадков — 550—650 мм. Полевые исследования проводили в период с марта по начало мая. В 1998 г. наблюдения проведены за клонами 1—11; в 2000 — за 1—9 и 12, 13; в 2002 г. — за всеми клонами. Приводим описание местообитаний (параметры структуры сообществ указаны в табл. 1).

Клон 1 произрастает в сообществе ассоциации Pinetum coryloso-sparsiherbosum, сформированном из культур *Pinus sylvestris* L. на месте широколиственного леса. Подлесок из *Corylus avellana* L. имеет высокую сомкнутость. В травостое преобладают неморальные виды. Моховой покров не развит.

Клон 2 размещается в сообществе ассоциации Pinetum franguloso-myrtillosum. В древостое единично представлен *Quercus robur* L. Подлесок формирует *Frangula alnus* Mill. (0.25) и *Sorbus aucuparia* L. (0.15). Доминант травяно-кустарничкового покрова *Vaccinium myrtillus* L. имеет проективное покрытие 30 %. Моховой покров не развит.

Клон 3 произрастает под древостоем из *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* Roth, *Alnus glutinosa* (L.) P. Gaertn. и *Populus tremula* L. Подлесок из *Corylus avellana*. В травяно-кустарничковом покрове обильны *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и *Carex digitata* L. Моховой покров не развит.

Клоны 4—9 были выявлены в вытянутом лесном выделе шириной около 30 м, ограниченном с юга молодым мелкоствольным лесом на месте вырубки, а с севера —просекой. Древостой формируют *Quercus robur* с примесью *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. В подлеске доминируют *Corylus avellana*, а в травяно-кустарничковом ярусе — *Maianthemum bifolium* (10 %) и *Stellaria holostea* L. (7 %). Моховой покров отсутствует.

Клоны 10 и 11 произрастали у подножия песчаного обрыва северной экспозиции высотой 2.5 м. Обрыв образовался около 1987—1990 гг. вследствие взятия грунта для насыпи дороги. Сосновый лес на краю обрыва способствует формированию влажного и прохладного микроклимата. У подножия на месте произраста-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сообществ

Клон	Древостой		Подлесок		Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Проективное покрытие мохового яруса, %
	высота, м	сомкнутость	высота, м	сомкнутость		
1	24—26	0.8	5—6	0.8	15	0
2	20—22	0.7—0.8	2—3	0.4	45	0
3	20—22	0.7	5—6	0.5	20	0
4—9	18—20	0.6	4—5	0.4	40	0
10—11	4—5	0.6	0	0	30	50—60
12	10—12	0.8	4	0.4	15	0
13	22—24	0.7	6—7	0.4	30	0

ния *H. selago* имеется разреженный травостой из *Agrostis tenuis* Sibth. и *Festuca rubra* L. Моховой покров мощностью 1—2 см сформирован *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. и *Dicranum polysetum* Sw.[1] Древостой представлен жердняком *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. В сухое лето 2002 г. клоны погибли.

Клон 12 был выявлен на зарастающей вырубке возрастом 12—15 лет. Древостой формируют *Betula pendula* и *Populus tremula*. В подлеске — *Corylus avellana* и *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом покрове доминирует *Vaccinium myrtillus* (10 %). Моховой покров отсутствует.

Клон 13 произрастает на заброшенном муравейнике *Lasius niger* L. в асс. Querceto-Piceetum coryloso-stellariosum. В травостое высокое обилие имеют *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Fragaria vesca* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Carex digitata*, *Orthilia secunda* (L.) House. Моховой покров не развит.

Анализ обследованных местообитаний, а также других находок вида в регионе показывает, что *H. selago* тяготеет к елово-широколиственным и сосновым лесам с неморальными элементами, встречается на заросших вырубках *Populus tremula* и реже *Betula pendula*.

При обследовании клонов отмечали их общие характеристики: линейные размеры, число живых точек роста, определяли долю спороносящих ОС. Рассчитывали плотность клонов как число точек роста на единицу площади клона (шт./дм^2). Морфометрический анализ ОС проводили с применением специально разработанной методики неразрушающего анализа. За счетную единицу нами принят отдельный ОС. У клонов, имевших до 50 ОС, морфометрический анализ проводили на всех ОС, а у крупных клонов размер выборки составляли 30—40 шт. Для каждого ОС отмечали высоту (H, см), количество точек роста (Nbr, шт.), количество филлоидов на ортостихе по всей высоте ОС (шт.), количество спороносных филлоидов в прошедшем году на ортостихе (шт.), количество стерильных филлоидов прироста минувшего года на ортостихе (шт.), число выводковых почек (шт.). На основе полученных данных рассчитывали репродуктивное усилие как соотношение количества на ортостихе спороносных и стерильных филлоидов прироста прошедшего года (шт./шт.), а также плотность размещения филлоидов на ортостихе (Nfst, шт./см). Для определения площади отдельного филлоида (мм^2) из каждого учитываемого ОС отбирали один филлоид из средней части последнего годового прироста. Его площадь рассчитывали как сумму простых фигур, выделяющихся на его проекции. Резко сужающаяся верхушка принималась за равнобедренный треугольник, а остальная часть — за равнобокую трапецию. Измерения проводили при помощи микроскопа МБС-9. В 1998 г. выводковые почки учитывались лишь на обследованных ОС, а в 2000 и 2002 гг. — на всех ОС клонов. Математическую обработку данных (описательные статистики и корреляционный анализ) проводили с использованием пакета прикладных программ STATISTICA 6.0.

Для выявления широтных закономерностей вегетативного размножения *H. selago* исследовали 53 гербарных образца из гербариев Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАНУ (KW; г. Киев), Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE; г. Санкт-Петербург) и Черновицкого национального университета им. Ю. Федьковича (CHER; г. Черновцы) на наличие выводковых почек.

---

[1] Здесь и ниже мхи определены В. М. Вирченко (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины).

Результаты и обсуждение

Изученные клоны отличались по размерам. Предполагая, что в основе размерных отличий лежит возраст клонов, их разделили на 4 возрастные группы. При этом учитывали также переход к продуцированию спор как показатель общего развития клонов. К первой группе возраста были отнесены клоны 7, 8, 10 и 13. Все они к моменту начала исследований имели размер около 100 см^2 и только-только вступили в репродуктивную фазу. Ко второй возрастной группе отнесены клоны 2, 9, 11 и 12 с размерами 150—500 см^2 и количеством точек роста около 50, у всех из них более 80 % ОС спороносили. К третьей возрастной группе отнесены также 4 клона (клоны 3—6). Они имели площадь 1200—1700 см^2 и количество точек роста 300—600. В их центральной части видны признаки начинающейся партикуляции. К четвертой возрастной группе был отнесен клон 1 — самый крупный с площадью куртины более 7400 см^2 и имевший к началу исследований 540 точек роста. Партикуляция клона привела к разделению его на отдельные куртины.

Изучаемые клоны существенно различались по темпам разрастания (табл. 2). Среднегодовое увеличение площади клона составляло около 25—30 %. Разрастание клонов мало зависит от возраста. Так, минимальное увеличение площади наблюдалось у молодого клона 8 и у старого клона 1. Разрастание клонов зависит от плотности ОС (рис. 1). Максимальное значение отмечено у клонов с низкой плотностью ОС (клоны 2, 9, 12). Низкую скорость разрастания имел клон 3, отличающийся наибольшей плотностью ОС.

Другим важным показателем роста клонов является увеличение числа точек роста. Среднегодовой их прирост составляет от 4.6 до 43.5 % в год. Если исключить из анализа наиболее плотный клон 3, то можно говорить о существовании некоторой отрицательной зависимости между увеличением количества точек роста в клоне и его плотностью (рис. 2). На увеличение числа точек роста иногда существенное влияние оказывают отмирание ОС и их обламывание. Так, наблюдения весной 2002 г. показали, что у 6 из 9 клонов в НПП «Деснянско-Старогутский» обнаружены отмершие в течение зимы ОС. Причины — выпревание под опавшей листвой и ломка снегом. У двух клонов отмирание ОС носило масштабный характер. У клона 1 отмерли 112 точек роста, а у клона 6 — 149. В результате количество точек роста у последнего клона по сравнению с 2000 г. уменьшилось на 42 шт. В целом связь между увеличением площади клонов и увеличением количества точек роста отсутствует (рис. 3).

На основе визуальных отличий общей формы, а также динамики размера, количества точек роста и плотности ОС клоны были разделены на 3 морфологических типа: рыхлый, густой и плотный. К первому типу отнесены клоны 2 и 9. Они имеют восходящие под острым углом ОС, довольно высокие (H = 11.4 ± 0.64 см) и сильно разветвленные (Nbr = 3.6 ± 0.69 шт.). Разрастаются они интенсивно (среднегодовой прирост площади 30—60 %), а их плотность за период наблюдений резко снизилась (рис. 4). К плотному морфотипу отнесен лишь клон 3, отличающийся незначительной высотой прямостоячих ОС (H = 7.4 см) и средним показателем разветвленности (Nbr = 2.8 шт.). Скорость разрастания их невысокая, а плотность клона с возрастом увеличивается. Большинство клонов отнесены к густому морфотипу, отличающемуся прямостоячими ОС со средней высотой (H = 8.8 ± 0.64 см) и низкой разветвленностью (Nbr = 2.4 ± 0.13 шт.). Увеличение размеров куртины составляет 10—30 % в год. Плотность клонов с возрастом уменьшается с меньшей скоростью, чем у рыхлого морфотипа. К густому морфотипу отнесен также клон 1, низкая плотность которого обусловлена возрастной дезинтеграцией. Принадлеж-

ТАБЛИЦА 2

Общие характеристики клонов *H. selago* по годам наблюдений

Клон	Возрастная группа	Площадь, см^2			Количество точек роста, шт.			Плотность, шт./100 см^2			Среднегодовой прирост площади, %	Среднегодовой прирост числа точек роста, %
		1998 г.	2000 г.	2002 г.	1998 г.	2000 г.	2002 г.	1998 г.	2000 г.	2002 г.		
1	4	7462	9847	10382	510	708	822	6.83	7.19	7.92	9.8	15.3
2	2	491	989	1625	64	96	119	13.04	9.70	7.32	57.8	21.5
3	3	1661	2042	2550	528	777	1142	31.79	38.05	44.78	13.4	29.1
4	3	1256	1846	2595	330	400	472	26.27	21.66	18.19	26.7	10.8
5	3	1485	2042	3215	392	486	640	26.39	23.80	19.90	29.2	15.8
6	3	1661	2551	3524	560	726	684	33.71	28.47	19.41	28.1	5.5
7	1	471*	299	510	35	59	81	15.07	19.77	15.87	35.3	32.9
8	1		346	380	36	57	56		16.47	14.74	4.9	13.9
9	2	471	660	1625	47	67	88	9.97	10.15	5.41	61.4	21.8
10	1	—	—	113	24	—	34	—	—	30.08	—	10.4
11	2	—	—	165	36	—	65	—	—	39.38	—	20.1
12	2	—	415	660	—	31	58	—	7.47	8.79	29.5	43.5
13	1	—	79	104	—	22	23	—	28.03	22.15	31.6	4.6

Примечание. * — клоны 7 и 8 частично перекрываются и представляют собой одну куртину. В 1998 г. для них учитывалась общая площадь.

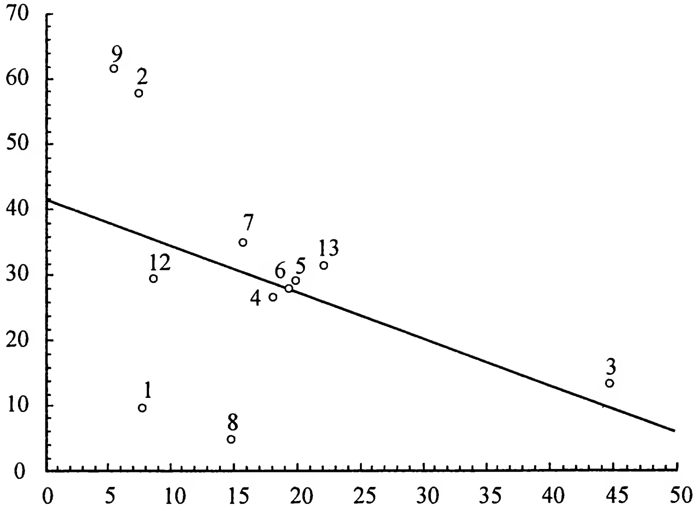

Рис. 1. Зависимость среднегодового прироста клонов от плотности точек роста в клоне.
По оси абсцисс — плотность точек роста в клоне, шт./100 см²; по оси ординат — среднегодовой прирост площади клона, %.

ность того или иного морфотипа к определенным эколого-ценотическим условиям не прослеживается.

Сломанные ОС *H. selago* не укореняются. Безуспешно заканчиваются попытки интродукции взрослых синтеломов в ботанические сады (Собко, Гапоненко, 1996). Нам также не удавалось в природе укоренить отломанные ОС, имевшие придаточные корни до 1.5—2 см дл. Для вегетативного размножения у *H. selago* имеются специализированные выводковые почки. Закладываются они нерегулярно и не на всех клонах. По нашим наблюдениям, выводковые почки чаще и в большем количестве закладываются на крайних в куртине ОС, причем размещаются на внеш-

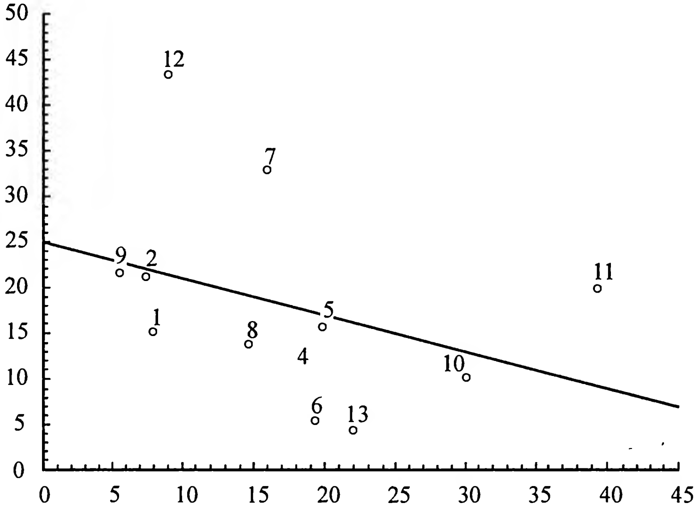

Рис. 2. Зависимость среднегодового прироста точек роста от плотности точек роста в клоне.
По оси абсцисс — плотность точек роста в клоне шт./100 см²; по оси ординат — средний прирост числа точек роста, %.

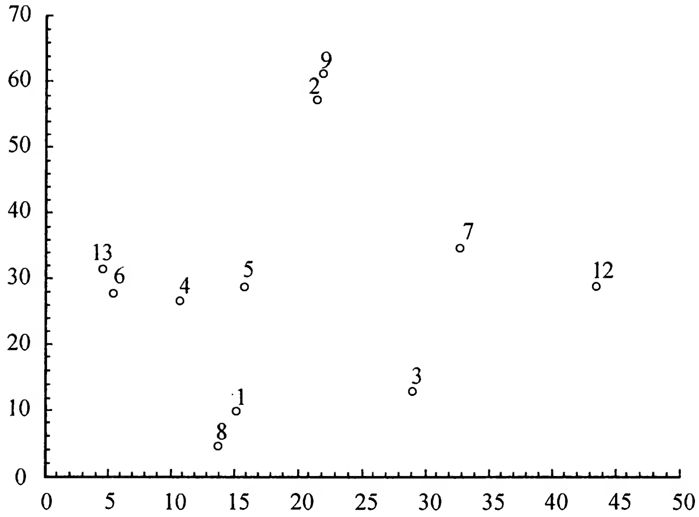

Рис. 3. Зависимость среднегодового прироста площади клона от среднегодового прироста числа точек роста.

По оси абсцисс — среднегодовой прирост числа конусов нарастания, %; по оси ординат — среднегодовой прирост площади, %.

ней, по отношению к центру клона, их стороне, что имеет адаптационное значение. В условиях востока Полесской низменности выводковые почки созревают к осени и продолжают опадать весной следующего года.

Ценотические и зональные особенности формирования выводковых почек изучены на гербарном материале, для чего обследовали 53 образца. Частоту формирования выводковых почек показывает доля образцов с выводковыми почками. Мерой их обилия может служить доля ОС с выводковыми почками в конкретном образце. Чаще выводковые почки у клонов *H. selago* формируются на открытых

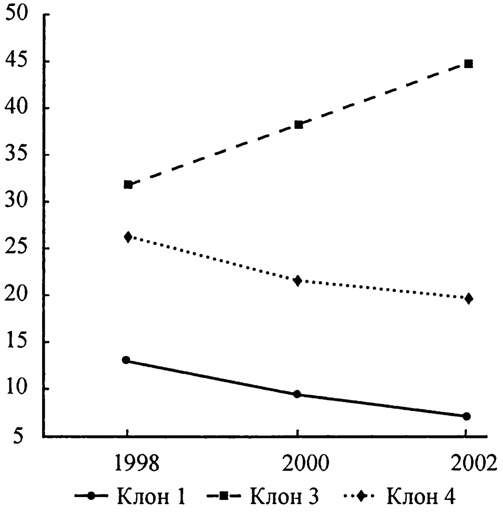

Рис. 4. Динамика площади клонов различных морфологических типов (рыхлого — клон 1, плотного — клон 3, густого — клон 4).

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — плотность точек роста в клоне, шт./100 см^2.

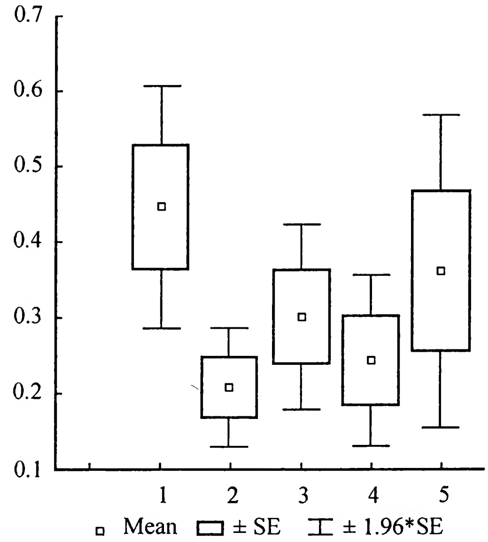

Рис. 5. Доля ортотропных синтеломов с выводковыми почками в различных местообитаниях.

1 — открытые местообитания (каменистые осыпи и болота); *2* — темнохвойные леса; *3* — широколиственные леса; *4* — мелколиственные леса; *5* — сосновые леса. По оси абсцисс — местопроизрастание: *1* — открытые местопроизрастания, *2* — темнохвойные леса, *3* — широколиственные леса, *4* — смешанные леса, *5* — сосновые леса; по оси ординат — доля ортотропных синтеломов с выводковыми почками.

местообитаниях (каменистые обнажения, болота, редколесья) и в чистых сосновых лесах. До 70 % гербарных образцов из этих местообитаний имеют выводковые почки. В ельниках этот показатель около 50 %. Мало выводковых почек *H. selago* формирует в смешанных и широколиственных лесах (соответственно 44 и 30 %). Оценка всех этих значений при помощи критерия Стьюдента показывает отсутствие достоверных отличий между ними. По обилию же формирующихся выводковых почек существуют отличия на доверительном уровне 90 % между выборками из открытых местообитаний и ельников, а также открытых местообитаний и смешанных лесов (рис. 5). Следует отметить, что в ельниках наблюдаются высокая частота формирования выводковых почек и достаточно низкое их обилие. Несколько меньше разница между этими показателями в широколиственных и чистых сосновых лесах.

Для выявления зональных отличий интенсивности формирования выводковых почек выборки ОС из различных местообитаний разделили на северные (образцы из северо-запада России, Литвы, Латвии и Эстонии) и южные (образцы из украинскй части ареала: Полесье, Лесостепь, Карпаты) (табл. 3). В целом на юге ареала *H. selago* отличается более интенсивным формированием выводковых почек. Наиболее четко эта закономерность проявляется в темнохвойных и широколиственных лесах, а также на открытых местообитаниях.

На примере двух наиболее молодых клонов (8 и 13) удалось установить время начала формирования выводковых почек в онтогенезе. У клона 13 это случилось одновременно с началом формирования спор (9—10-й годы жизни). При этом у отдельных ОС первые выводковые почки сформировались за год до начала спороношения, у других — одновременно. Часть ОС начала раньше формировать споры. В клоне 8 первые выводковые почки сформировались спустя 3—4 года после начала спороношения.

В условиях Южного Урала морфогенез *H. selago* изучал В. В. Плотников (1977). Массовое формирование выводковых почек у растений здесь начинается во вто-

ТАБЛИЦА 3

Влияние зональных факторов на продуцирование выводковых почек *Huperzia selago*

Местопроизрастания	Зона	Объем выборки, шт.	Доля ортотропных синтеломов с выводковыми почками
Открытые местопроизрастания	Север	19	0.37 ± 0.114*
	Юг	12	0.83 ± 0.112*
Темнохвойные леса	Север	48	0.10 ± 0.045*
	Юг	50	0.34 ± 0.068*
Широколиственные леса	Север	14	0*
	Юг	34	0.32 ± 0.081*
Смешанные леса	Север	24	0.13 ± 0.069
	Юг	32	0.31 ± 0.083
Сосновые леса	Север	9	0.33 ± 0.167
	Юг	13	0.38 ± 0.140
Все местопроизрастания	Север	122	0.16 ± 0.33*
	Юг	172	0.43 ± 0.38*

Примечание. Знаком * отмечены достоверные на 95%-м уровне значимости отличия между парными выборками.

рой половине начальной репродуктивной стадии. Спорофит *H. selago* в нее вступает на 9—10-м году жизни. Следующая за ней вторая вегетативная фаза начинается на 17—18-м году жизни после укоренения полегших синтеломов и отличается регулярным формированием выводковых почек при отсутствии спороношения. Сравнивая эти результаты с собственными наблюдениями, следует отметить, что на востоке Полесской низменности морфогенез *H. selago* имеет свои особенности. Выводковые почки в регионе начинают формироваться одновременно или вскоре после начала спороношения. Многие клоны, включая молодые, выводковых почек вовсе не формируют. Не наблюдались разрыв в спороношении после начальной репродуктивной стадии и формирование выводковых почек в отсутствии спороношения.

Интенсивность формирования выводковых почек зависит от возраста клона. Так, в 2002 г. выводковые почки отмечены в выборку 8 из 13 клонов (табл. 4). При этом высокий процент ОС с выводковыми почками был у более молодых клонов. За весь период наблюдений образование выводковых почек наблюдалось у клонов 2 и 4 (1997, 1999 и 2001 гг.), а также у клонов 11 (1997 и 2001 гг.) и 13 (1999 и 2001 гг.). Вообще не отмечалось образования выводковых почек у клонов 7, 9, 10 и 12. Все они, кроме 9-го клона, отнесены к 1-й возрастной группе. У всех клонов 3-й и 4-й возрастных групп отмечено нерегулярное заложение выводковых почек на единичных ОС.

Морфометрический анализ на примере клона 2 показал, что ОС, на которых развиваются выводковые почки, отличаются на 95%-м уровне значимости от ОС без выводковых почек по ряду морфопараметров. У ОС с выводковыми почками значительно выше репродуктивное усилие (3.08 против 1.62 шт./шт.), а площадь отдельных филлоидов ниже: 4.26 против 5.50 мм^2. Отмечена достоверная на 95%-м уровне значимости корреляционная зависимость между плотностью размещения филлоидов и числом заложенных выводковых почек ($r = 0.672$). Морфометрический анализ гербарных образцов показал, что ОС с выводковыми почками отличаются бо́льшими высотой и числом точек роста, но меньшей плотностью размещения филлоидов.

Молодые растения растут очень медленно. Возникшие из посаженных возле материнских клонов выводковых почек растения в первый год давали прирост

ТАБЛИЦА 4

Продуцирование выводковых почек клонами *Huperzia selago*

Клон	1998 г.	2000 г.		2002 г.	
	доля ОС с выводковыми почками, %	доля ОС с выводковыми почками, %	количество выводковых почек, шт.	доля ОС с выводковыми почками, %	количество выводковых почек, шт.
1	0	0	0	0.3	3
2	12.5	20	43	23.5	41
3	3.1	0	0	0	0
4	3.1	2.5	4	10	9
5	3.1	0	0	2.5	5
6	3.1	0	0	3.3	3
7	0	0	0	0	0
8	0	0	0	31.6	38
9	0	0	0	0	0
10	0	—	—	0	0
11	27.2	—	—	83.3	92
12	—	0	0	0	0
13	—	50	5	36.4	17

4—7 мм. Наблюдения и ранее проведенный анализ литературных данных (Панченко, 2000) показали, что размножение *H. selago* при помощи выводковых почек наиболее эффективно на участках, где отсутствует задернение, мощный и плотный моховой покров или лесная подстилка. Такие условия часто возникают на крутых склонах. Успешное приживание выводковых почек мы наблюдали лишь у клона 11, чему способствовало незначительное развитие травостоя и наличие сплошного, но маломощного мохового покрова, сформированного *Pohlia nutans*, *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum., *Buxbaumia aphylla* Hedw. и отдельными куртинками *Atrichum undulatum* (Hedw.) Beauv., *Dicranum polysetum* Sw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Для установления дальности распространения и приживания выводковых почек 31.03.2002 г. вокруг клона 11 учитывали выводковые почки и молодые растения *H. selago* на различном расстоянии от клона (табл. 5). Достоверно отличить молодые особи, возникшие из заростков и выводковых почек, очень сложно, однако мы считаем, что их большинство является результатом вегетативного размножения. Всего в 2001 г. клон 11 произвел 92 выводковые почки. На момент проведения наблюдений значительная часть выводковых почек еще находилась на растении. На поверхности почвы было обнаружено 9 выводковых почек, из них 7 — на расстоянии менее 20 см от материнского клона. То же касается и распределения молодых спорофитов возрастом от 1 до 5—6 лет. В пределах клона их было 17.9 %, а на расстоянии до 20 см от клона находилось две трети всех молодых особей. Максимальная дальность переноса и приживания выводковых почек в нашем случае составила 110 см. В условиях низкого мохового покрова приживаемость выводковых почек высокая. Второй случай вегетативного размножения *H. selago* нами отмечался у клона 13, где единственное однолетнее растение было обнаружено весной 2001 г. на расстоянии 10 см от клона на оголенной почве. Однако на следующий год оно погибло.

Прорастающие внутри клона выводковые почки могут играть важную роль в поддержании плотности клонов к началу партикуляции. В экстремальных условиях в случае гибели старых ОС молодые, несколько лет назад возникшие из вы-

ТАБЛИЦА 5

Дальность переноса выводковых почек
и распространение вегетативного потомства на примере клона 11

Расстояние от клона, см	Количество выводковых почек, шт.	Количество молодых особей *H. selago*	Доля молодых особей *H. selago* от общей их численности, %	Доля с нарастающим итогом, %
0 (внутри клона)	3	14	17.9	17.9
0—10	3	32	41.0	58.9
10—20	1	6	7.7	66.6
20—30	—	3	3.8	70.4
30—40	1	4	5.1	75.1
40—50	1	6	7.7	83.2
50—60	—	3	3.8	87.0
60—70	—	4	5.1	92.1
70—80	—	4	5.1	97.2
80—90	—	—	—	97.2
90—100	—	1	1.4	98.6
100—110	—	1	1.4	100.0
Всего	9	78	100	—

водковых почек, переносят катаклизм лучше. Подобное случилось сухим летом 2002 г., когда клон 11 погиб, но на его месте остались жить 8, возникших из выводковых почек, растений.

Заключение

Формирование клонов у *H. selago* осуществляется двумя способами вегетативного размножения. Первый — вегетативное разрастание синтелома с последующим снижением плотности и партикуляцией. Специализированных морфологических структур для этого нет. Увеличение размера клона происходит за счет постепенного полегания и укоренения нарастающих верхушкой синтеломов. Диаметр отдельных клонов в среднем увеличивается на 25—35 % в год, а число точек роста — на 15—22 %. По особенностям вегетативного разрастания выделено три морфотипа клонов, отличающихся скоростью увеличения площади, направлением динамики плотности ОС и рядом их морфометрических параметров. Среди изученных клонов вегетативное разрастание привело к выраженной партикуляции только одного клона, что говорит об относительной молодости популяции вида в регионе.

Другой способ вегетативного размножения осуществляется за счет выводковых почек. Такие почки формируются чаще на крайних в куртине ОС и на внешней по отношению к центру клона их стороне. Начало формирования выводковых почек в онтогенезе спорофита приходится на период начала продуцирования спор. Далеко не все клоны регулярно продуцируют выводковые почки. На основе анализа гербарных материалов сделано заключение, что частота и интенсивность заложения выводковых почек зависит от ценотических и зональных факторов. У исследованных клонов возраст влиял на количество образующихся выводковых почек. Молодые клоны продуцируют их в большом количестве. Отмечена скоррелированность высокой способности к спороношению и формированию выводковых почек у отдельных ОС. *H. selago* не имеет эффективных механизмов для распространения выводковых почек. Более половины самих выводковых почек и молодых растений обнаруживаются не далее 10 см от материнского клона. В результате наложения обоих способов вегетативного размножения отдельные куртины *H. selago* часто представляют собой сложные клоны. Выявить долю каждого способа зачастую сложно без разрушения такой куртины. Прорастание выводковых почек может успешно происходить лишь при отсутствии подстилки, мощного мохового покрова или задернения.

Результаты наблюдений показывают, что на востоке Полесской низменности для самоподдержания куртин *H. selago* основное значение имеет вегетативное разрастание с последующей партикуляцией. Размножение при помощи выводковых почек существенное значение может иметь в специфических условиях, где оголен субстрат и тем самым создаются условия для укоренения, а также исключается вероятность погребения медленнорастущих молодых растений *H. selago* подстилкой, отпадом или сплошным моховым ярусом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронина Р. А. Сравнительный анализ стеллярных структур в корневых и побеговых системах у некоторых видов рода *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae* s. l.) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 967—975.

Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П., Кайгородова Е. Ю. Природа Неруссо-Деснянского полесья Брянской области. Редкие растения. Брянск, 2000. 159 с.

Злобін Ю. А. Екологічні особливості клонових рослин // Укр. бот. журн. 1997. Т. 54. № 2. С. 153—156.

Мельник В. И. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. Київ, 2000. 212 с.

Орлов О. О. Флористичні знахідки червонокнижних видів у Житомирській області за період 1987—2002 рр. // Ю. Д. Клеопов та соучасна ботанічна наука. Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю. Д. Клеопова (Київ, 10—13 листопада 2002 р.). Київ, 2002. 414 с.

Панченко С. М. Особливості клонів *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae* Rothm.) на північному сході України // Укр. бот. журн. 2000. Т. 57. № 2. С. 148—155.

Плотников В. В. Онтогенез и строение спорофита *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) на Южном Урале // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1003—1010.

Селиванова-Городкова Е. А. Лекарственное значение и биологические особенности баранца *Huperzia selago* (*Lycopodium selago*) // Проблемы современной ботаники. М.; Л, 1965. Т. 2. С. 205—208.

Собко В. Г., Гапоненко М. Б. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. Київ, 1996. 284 с.

Толмачев А. И. Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 1. 104 с.

Флора УРСР. Киев, Т. 1—12. 1936—1965.

Хохряков А. П. Жизненные формы плаунов и некоторые общие вопросы эволюции и системы жизненных форм растений // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 6. С. 829—846.

Цвелёв Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 604 с.

SUMMARY

Materials of the six-year observations on the *Huperzia selago* clones in the eastern part of the Polessie Plain and results of herbarium materials study (LW, KW, CHER) were analyzed. Quantitative data on the clones growth and their density dynamics are presented. Three morphological types of the clones were distinguished. They are different in height and degree of branching of orthotropic syntelomes, growth rate and density dynamics. Productivity of brood buds was estimated, and considered dependent on the ecological, coenotic conditions and the clone age. Data on outspread of the brood buds and vegetative offshoots are presented. The conditions necessary to successful vegetative reproduction are described.

УДК 581.16 + 582.998 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© А. С. Кашин, Н. В. Добрыничева
И. С. Кочанова, Ю. А. Демочко

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *CHONDRILLA JUNCEA* И *CHONDRILLA GRAMINEA* (*ASTERACEAE*)

A. S. KASHIN, N. V. DOBRYNICHEVA, I. S. KOCHANOVA, Ju. A. DEMOCHCO. PECULIARITIES OF VARIATION OF SEED REPRODUCTION PARAMETERS IN POPULATIONS OF *CHONDRILLA JUNCEA* AND *CHONDRILLA GRAMINEA* (*ASTERACEAE*)

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410026 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452)24-16-96
E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила 02.03.2005
Окончательный вариант получен 22.11.2005

Растения популяций *Chondrilla juncea* и *C. graminea* различаются особенностями семенного размножения. В популяциях *C. juncea* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития была не ниже 17.45 ± 5.18 %, тогда как доля дегенерирующих зародышевых мешков варьировала в интервале 21.1—29.3 %. В популяциях *C. graminea* зародышевые мешки с признаками апомиктичного развития отмечены лишь в редких случаях, а частота встречаемости дегенерирующих зародышевых мешков в 3 раза выше, чем в популяциях *C. juncea* (68.5—78.1 %). Популяции *C. juncea* характеризовались сильно выраженной факультативностью апомиксиса и относительно неустойчивой системой семенного размножения. Частота апомиксиса в них в различные годы существенно варьировала в интервале от 0 до 100 %. Синхронная динамика частоты апомиксиса в пространственно разделенных популяциях *C. juncea* по годам указывает на ее существенную зависимость от климатических факторов. В стрессовых условиях обитания популяции характеризуются большей нестабильностью системы семенного размножения. Растения популяций *C. juncea*, скорее всего, являются факультативными самоопылителями. В смешанных популяциях растений обоих видов наблюдается не только весь спектр непрерывных переходов морфологических признаков, но и скоррелированная динамика морфологической изменчивости, степени сбалансированности генома, доли дегенерировавших зародышевых мешков и способа семенного размножения. Чем бóльшими были продольные размеры органов растений по отношению к поперечным, тем бóльшая выраженность полового размножения и бóльшая доля дегенерирующих зародышевых мешков наблюдалась у них (*C. graminea*); и, напротив, чем меньшим оказывалось это соотношение, тем бóльшим был процент апомиксиса и ниже доля дегенерирующих зародышевых мешков (*C. juncea*). Сходство факторов, определяющих интенсивность полярного роста растений и путь семенной репродукции (амфи-апомиксис), косвенно указывает на роль эндогенных физиологических регуляторных механизмов в определении пути семенной репродукции.

Ключевые слова: популяции, семенное размножение, гаметофитный апомиксис, *Chondrilla*.

Виды рода *Chondrilla* L. в последнее время редко попадают в поле зрения исследователей, занимающихся проблемами апомиксиса или систем размножения у растений. С середины XX в. неизвестны эмбриологические или иные исследования по диагностике способа семенного размножения у видов данного рода. Сформировать однозначное представление по этому вопросу, исходя из литературных данных, не удается. Так, по представлениям одних авторов, род представлен исключительно половыми видами (Ильин, 1930), по представлениям других — в роде *Chondrilla* все диплоидные виды с числом хромосом, равным 10, размножаются половым путем, а все полиплоидные виды с числом хромосом, равным 15, 20, размножаются апомиктично (Bergman, 1952; Поддубная-Арнольди, 1976). Однако из примерно тридцати видов рода таких диплоидных видов выявлено 2: *C. ambigua* Fisch. ex Kar. et Kir. и *C. chondrilloides* Fisch. (Poddubnaja-Arnoldy, 1933; Bergman, 1952; Хромосомные..., 1969; Числа..., 1990), причем один из них (*C. ambigua*) некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928). Сам же вид *C. juncea* является факультативно апомиктичным. Второй из перечисленных видов (*C. chondrilloides*) у ряда авторов указан как апомиктичный диплоспоровый вид (Поддубная-Арнольди, 1964; Хохлов и др., 1978).

В связи с этим исследование системы семенного размножения видов родового агамного комплекса *Chondrilla* представляет интерес, по крайней мере, по двум причинам.

Во-первых, это связано с изучением путей эволюции агамных комплексов у цветковых, которую обычно представляют в виде последовательной смены ряда стадий развития от юности к старости. Стадию развития агамного комплекса определяют обычно по степени таксономической сложности, широте географического распространения и наличию или отсутствию в нем диплоидных половых предковых видов. Считается, что на стадии юности комплекс содержит морфологические вариации, группирующиеся в относительно малое число таксономических видов, обитающих в ограниченной географической провинции, при обязательном наличии половых предковых видов с большим ареалом. Зрелый агамный комплекс содержит сотни или тысячи агамоспермных микровидов, распространенных по обширной географической области. Зрелые комплексы подразделяют на комплексы ранней стадии зрелости, у которых сохранились многие или бóльшая часть диплоидных предковых видов, и комплексы поздней стадии зрелости, у которых многие или большинство диплоидных и полиплоидных половых предковых видов вымерло, но агамоспермная структура достигает полного развития. Считается, что старый агамный комплекс обеднен не только половыми диплоидами и половыми полиплоидами, но и числом агамоспермных микровидов. В таксономическом аспекте он представляется изолированным агамоспермным видом, не имеющим известных половых родичей (Грант, 1984).

Исходя из вышеизложенного, принципиально важно определить, имеются в пределах рода *Chondrilla* половые виды или нет. Ибо, если таковые отсутствуют, то определить стадию развития агамного комплекса *Chondrilla* не представляется возможным. Род имеет достаточно сложную таксономическую структуру, насчитывает около 30 видов, объединяемых в 2 подрода с четырьмя секциями. Географически он широко распространен: по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки. Бóльшая часть видов рода имеет обширные ареалы (Леонова, 1964, 1989). Виды рода встречаются в Австралии, Северной и Южной Америке, куда, как считается, занесены человеком (Dijk van, 2003). Следовательно, агамный комплекс *Chondrilla* нельзя считать находящимся на ранней стадии развития уже из-за обширности ареалов апомиктичных видов. Если в нем действительно нет половых видов, то его нельзя считать и находящимся на стадии ранней зрелости. С одной стороны, для отнесения к стадии поздней зрелости агамный комплекс явно недостаточно сложен в таксономическом отношении. С другой стороны, отнесению к стадии стареющего, вымирающего агамного комплекса мешает обширное географическое распространение и достаточная таксономическая сложность. Проблему еще более усложняет то, что ряд авторов вообще включают виды *Chondrilla* в состав сложного агамного комплекса *Taraxacum* (Nijs den, Sterk, 1980; Nogler, 1984) или пишут о происхождении этих родов от общего предка либо вследствие гибридизации между видами двух родов (Dijk van, 2003). Филогенетически эти два рода действительно находятся в тесном родстве (Bremer, 1994), хотя имеют разное основное число хромосом (в роде *Taraxacum* n = 8, а в роде *Chondrilla* n = 5), а случаев гибридизации между растениями двух родов не отмечено (Dijk van, 2003), да и морфотипы растений того и другого рода сильно различны.

Вторая причина, по которой изучение системы семенного размножения видов рода *Chondrilla* привлекает внимание, связана с неоднозначностью понимания таксономической структуры рода разными авторами. Выше уже приводился пример с *C. ambigua* и *C. juncea*. Но и в отношении *C. juncea* L., *C. graminea* Bieb. и *C. canescens* Kar. et Kir. нет единодушного мнения. Одни авторы рассматривают их как самостоятельные виды (Маевский, 1940; Леонова, 1964, 1989; Определитель..., 1984; Губанов и др., 1992), другие — объединяют в один вид *C. juncea* L. (Ильин, 1930; Еленевский и др., 2001), а ряд авторов относят сюда и *C. latifolia* Bieb. в качестве *C. juncea* var. *latifolia* (Bieb.) Koch (Талиев, 1928; Флора..., 1936), *C. glabrescens* как *C. juncea* subsp. *glabrescens* Iljin (Флора..., 1936) и *C. ambigua* Fisch. как *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928), *C. acantholepis* Boiss. в качестве *C. juncea* subsp. *acantholepis* (Boiss.) Takht. (Черепанов, 1981). Наши наблюдения показывают, что, по крайней мере, на территории Саратовской и Волгоградской областей растения *C. juncea* L., *C. graminea* Bieb. и *C. canescens* Kar. et Kir. сосуществуют в виде смешанных популяций и дают непрерывный спектр переходов признаков от одной крайней формы до другой. Правда, *C. graminea* обнаруживается фактически в местах обитания любой популяции *C. juncea*, в то время как растения *C. canescens* встречаются в местах обитания популяций *C. juncea* только в южных районах Саратовского Заволжья и в Волгоградской обл. Однако это может быть связано исключительно с тем, что ареал *C. canescens* ограничен с севера именно этими районами. Вышеуказанный разброс мнений об объеме видов рода указывает на то, что подобная обнаруженной нами картина может быть свойственна и для других видов рода. В пользу этого говорит и исследование по изменчивости растений *C. ambigua* Fisch. и *C. pauciflora* Ldb. Р. В. Каришнев (1932) выявил, что в контрастных условиях обитания среди растений *C. pauciflora* с частотой около 5 % выделяются формы, приближающиеся по ряду признаков к форме *C. ambigua*, а в сходных условиях обитания те и другие по морфотипу приближались друг к другу. Способы возникновения этих уклоняющихся от типичных форм, правда, автором не объяснены, хотя, по его мнению, гибридизация между этими двумя видами невозможна.

Эмбриологическое изучение может дать дополнительные сведения о степени родства таксонов рода *Chondrilla*, а в совокупности с изучением характера семенной продуктивности при различных режимах цветения пролить свет на причины столь трудной в интерпретации таксономической структуры. Но системы семенного размножения видов рода в целом исследованы явно недостаточно. Довольно фрагментарные сведения по эмбриологии в литературе приведены, например, лишь по 11 видам *Chondrilla* (Сравнительная..., 1987). Поэтому любые дополнительные исследования системы семенного размножения видов рода заслуживают внимания.

Целью нашего исследования являлось сравнительное изучение частоты апомиксиса в популяциях *C. juncea* и *C. graminea* по признакам развития мегагаметофита без оплодотворения и семенной продуктивности при различных режимах цветения. Исследования этих параметров системы семенного размножения на популяционном уровне для видов рода *Chondrilla* проводится впервые.

Материал и методика

Цитоэмбриологическое изучение частоты апомиксиса осуществляли в 3 популяциях *Chondrilla juncea*: 1-я (94) — окрестности с. Алексеевка Базарно-Карабулакского р-на Саратовской обл., 2-я (67) — окрестности с. Дьяковка, Краснокутского р-на, 3-я (85) — черта г. Саратова (гора Лысая) (рис. 1) и в 2 популяциях *C. graminea*, занимающих те же места обитания в окрестностях с. Дьяковка ($67^а$) и в черте г. Саратова ($85^а$). Каждая из популяций вне г. Саратова находится на расстоянии более 100 км в северо-восточном (Б.-Карабулакский р-н) или юго-восточном (Краснокутский р-н) направлениях. В каждой популяции исследовано в среднем по 30 растений, отобранных случайным образом в полевые сезоны 1999, 2003 и 2004 гг. на расстоянии 15—25 м друг от друга. Видовая принадлежность растений по гербарным образцам определена профессором кафедры ботаники и экологии Саратовского госуниверситета им. Н. Г. Чернышевского (СГУ), д. б. н. М. А. Березуцким.

Соцветия для цитоэмбриологического анализа за 1—3 сут до цветения краевых цветков фиксировали в фиксаторе Кларка (3 части 96%-го этанола: 1 часть ледяной уксусной кислоты). Препараты зародышевых мешков готовили с использованием микропрепаровальных игл после мацерации цитазой (Куприянов, 1982). Материал предварительно окрашивали 2%-ым ацетокармином в течение 4—6 ч. Частоту апомиксиса определяли по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками развития зародыша и/или эндосперма без оплодотворения. В среднем в каждой популяции исследовано по 12 зародышевых мешков.

Семенную продуктивность определяли в тех же популяциях в течение пяти лет (1999—2004 гг.) при: 1) свободном цветении; 2) цветении в условиях изоляции некастрированных цветков; 3) беспыльцевом режиме цветения. Кроме того, исследованы популяции в Хвалынском р-не (113) и гибридная популяция *C.* × *juncea-canescens* из Краснокутского р-на. Кастрацию (удаление пыльников) цветков осуществляли до начала цветения путем срезания верхней части соцветия на уровне перехода завязи в венчик цветка. Изоляцию цветков осуществляли посредством помещения соцветия перед цветением под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Процент завязываемости семян в со-

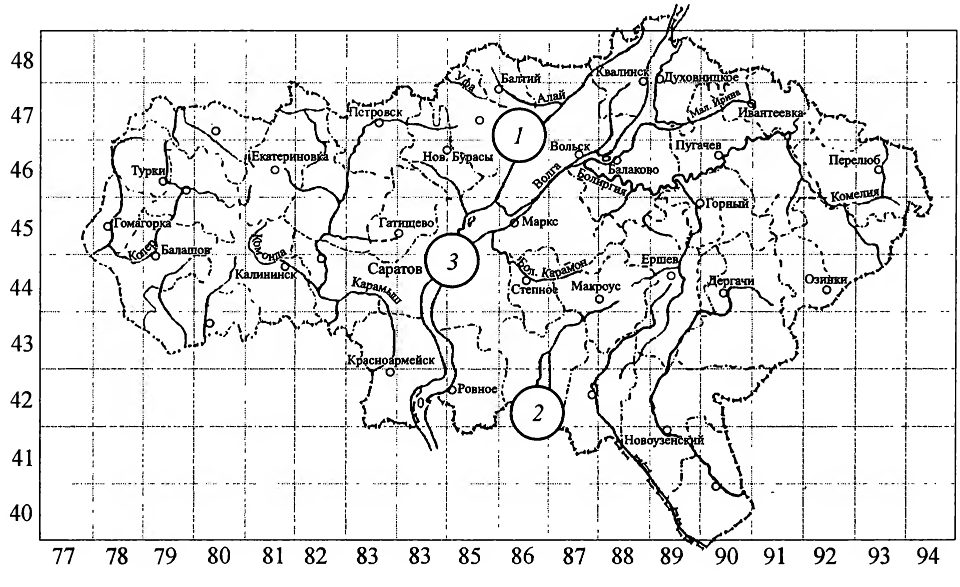

Рис. 1. Местонахождение исследованных популяций *Chondrilla juncea*.

1 — Базарно-Карабулакский и *2* — Краснокутский районы Саратовской обл., *3* — черта г. Саратова.

цветии определяли относительно общего числа цветков в нем. При определении каждого из параметров в популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цветения определяли у одних и тех же растений.

Результаты и обсуждение

В популяциях *C. juncea* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития составила не ниже 17.45 ± 5.18 % и по большинству лет наблюдения достоверно не различалась. Исключением является только популяция 85, где частота в 2004 г. была в 2 раза выше (51.78 ± 12.02 %). При этом в большинстве популяций на момент исследования чаще всего наблюдалась преждевременная эмбриония без индукции к развитию центральной клетки зародышевого мешка (в 60—86 % от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития). Исключением является та же популяция 85, в которой в 2004 г. преждевременная эмбриония без признаков развития центральной клетки отмечена лишь у 1/3 от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития (табл. 1).

В Саратовской популяции в 2004 г. эндоспермогенез без признаков развития яйцеклетки к партеногенетическому развитию отмечен более чем в половине зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития. В остальных популяциях доля зародышевых мешков с развитием центральной клетки была значительно ниже и варьировала в интервале 0.0—21.9 % от числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития.

Одновременное развитие яйцеклетки и центральной клетки у растений популяций *C. juncea* отмечено в 0—26.2 % от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития. При этом чаще всего около 20 % таких мешков характеризовались обоими элементами. Только в популяции 85 в 2003 г. не наблюдали развития яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка.

Проэмбрио чаще всего состоял из 2—16 ядер (рис. 2, *9*) или клеток (рис. 2, *1*, *5*—*7*, *10*). Эндосперм также был ядерным или клеточным.

ТАБЛИЦА 1

Состояние мегагаметофита у видов *Chondrilla*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Зародышевые мешки, %					
		дегенерирующие	с апомиктичным развитием				
			всего	проэмбрио	эндосперма	обеих структур
C. juncea 85 (Саратов)	1999	24.07 ± 6.48	27.04 ± 6.17	21.98	0	5.06
	2003	21.06 ± 5.30	19.39 ± 6.10	16.67	2.70	0
	2004	24.44 ± 8.74	51.78 ± 12.02	31.11	11.33	9.30
C. juncea 67 (КрК, Дьяковка)	1999	24.80 ± 6.44	21.08 ± 5.28	16.27	0.49	4.26
	2004	29.26 ± 8.79	27.83 ± 8.33	21.17	1.67	5.00
C. juncea 94 (БКар, Алексеевка)	2004	25.06 ± 6.36	17.46 ± 5.18	5.50	9.46	2.55
C. graminea 67^{а} (КрК, Дьяковка)	1999	68.46 ± 8.26	0	0	0	0
C. graminea 85^{а} (Саратов)	2003	25.14 ± 6.57	12.66 ± 5.90	9.94	2.72	0
	2004	78.15 ± 5.4	1.39 ± 1.39	1.39	0	0

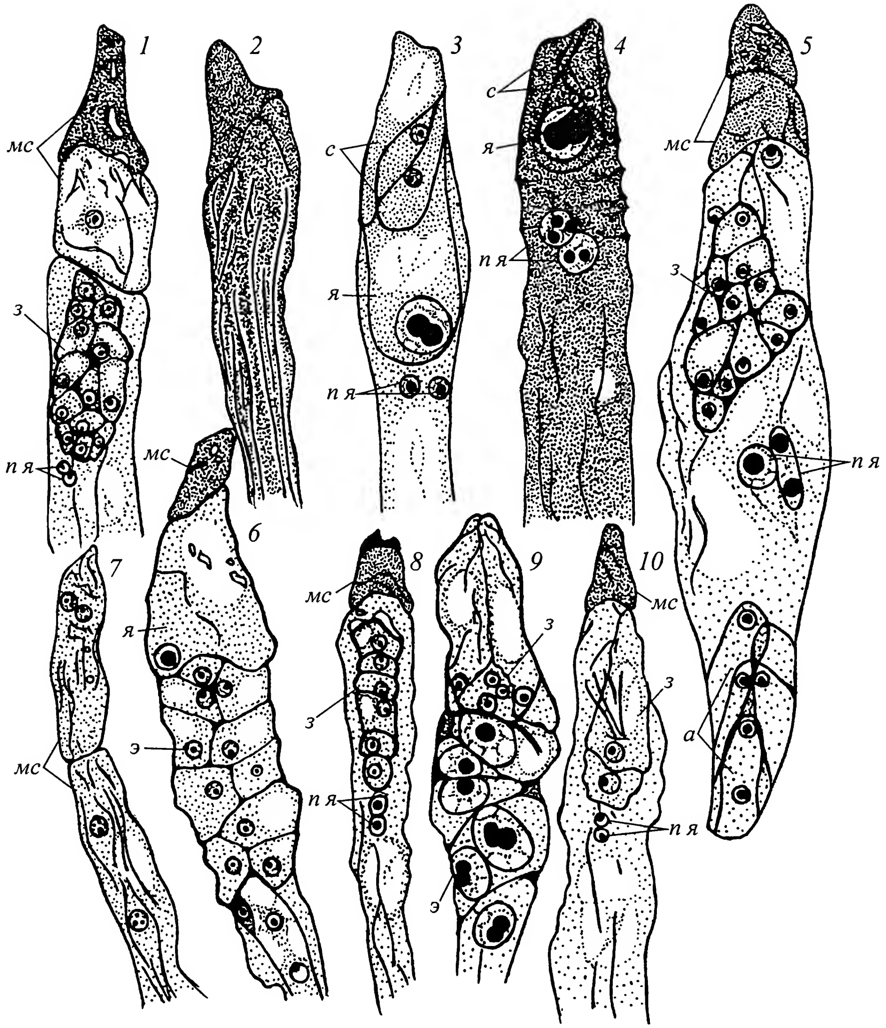

Рис. 2. Зародышевые мешки *Chondrilla juncea* (*1—3* , *5—10*) и *C. graminea* (*4*).

1, *8* — клеточный проэмбрио и полярные ядра; *2* — дегенерирующий; *3*, *4* — нормального строения без признаков развития; *5*, *6* — клеточный проэмбрио и ядерный эндосперм; *7* — 2 развивающиеся мегаспоры, в каждой из которых по 2 ядра; *9* — трехъядерный проэмбрио и клеточный эндосперм; *10* — двухклеточный проэмбрио и полярные ядра. Остатки мегаспор в случаях *5*, *7—8*, *10*. *з* — зародыш; *мс* — мегаспоры или их остатки, *п я* — полярные ядра; *с* — синергиды; э — эндосперм ядерный; *я* — яйцеклетка.

Доля дегенерирующих зародышевых мешков во всех популяциях этого вида независимо от года наблюдения достоверно не различалась и варьировала в интервале 21.1 ± 5.3—29.3 ± 8.8 % (табл. 1).

Примечательно, что в отличие от популяций *C. juncea* в популяции *C. graminea* из окрестностей с. Дьяковка не обнаружено ни одного зародышевого мешка с признаками апомиктичного развития, а в Саратовской популяции в оба года наблюдения их доля была на уровне 1.4—12.7 % (табл. 1). Этот факт тем более интересен, что обе популяции *C. graminea* занимают те же места обитания, что и две исследованные популяции *C. juncea*. Они значительно (более чем на 100 км) удалены друг от друга и контрастны по условиям обитания. Так, для одного из них характерны аридные условия степного Заволжья и обедненные песчаные почвы, в то время как для второго — условия лесостепной зоны Правобережья, почти двукратное превышение среднегодовой нормы осадков, более низкая среднегодовая температура и меньшая амплитуда ее колебания (табл. 2) (Энциклопедия..., 2002). Кроме того, обращает на себя внимание почти в 3 раза более высокая частота встречаемости дегенерирующих зародышевых мешков (рис. 2, *2*) у растений популяции *C. graminea* по сравнению с популяциями *C. juncea* (68.46 ± 8.26 и 78.15 ± 5.40 % против 21.08—29.26 %). Только в 2003 г. в Саратовской популяции *C. graminea* доля таких зародышевых мешков в приближалась к таковой в соответствующей популяции *C. juncea* (25.14 ± 6.57 %).

У растений *C. graminea* по сравнению с растениями *C. juncea* несколько отличались также форма и структура зародышевых мешков. Поверхность зародышевых мешков *C. graminea* была складчатой, цитоплазма интенсивно окрашивалась ацетокармином и была слабо или почти не вакуолизирована, ядра зачастую были очень крупными, «рыхлыми» и содержали по несколько ядрышек (рис. 2, *4*). У растений *C. juncea* поверхность зародышевого мешка была гладкой, цитоплазма менее интенсивно прокрашивалась ацетокармином и была сильно вакуолизирована, ядра были мельче и плотнее, при этом в каждом ядре, как правило, содержалось одно ядрышко (рис. 2, *3*).

Интересно, что в годы с высокой долей дегенерирующих зародышевых мешков в популяциях *C. graminea* фактически не отмечено зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития, в то время как в популяции с относительно низкой долей дегенерирующих зародышевых мешков доля мешков с признаками апомиктичного развития была относительно высокой (12.66 ± 5.90). Бóльшая часть таких зародышевых мешков характеризовалась преждевременной эмбрионией.

Таким образом, между растениями *C. juncea*, с одной стороны, и *C. graminea* — с другой, имеются различия в морфологии мегагаметофита и в параметрах системы семенного размножения. Поскольку у растений *C. graminea* наблюдается высокий процент дегенерирующих зародышевых мешков, то нормальное развитие мегагаметофита у растений данного вида, вероятно, затруднено. Такого рода нарушения мегагаметофитогенеза у цветковых, как правило, бывает связано: а) с неблагоприятными условиями обитания, б) с отдаленной гибридизацией, в) с полиплоидией

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика природно-климатических условий в районах произрастания исследованных популяций

Районы	Географическое положение	Тип климата	Среднегодовая температура воздуха	Среднегодовое кол-во осадков	Почва
Б.-Карабулакский	Северная часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно-континентальный	4.2 °С	500—550 мм	Дерновая лесная на песках
Краснокутский	Южная часть Саратовского Заволжья в юго-западной части Сыртовой равнины	Континентальный	5.4 °С	274 мм	То же
Саратов	Средняя часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно-континентальный	5.3 °С	451 мм	Чернозем щебнистый на известняке

нечетного или некратного основному числу уровня плоидности, г) с апомиксисом (Куприянов, 1989). Однако объяснить различия в уровне дегенерирующих зародышевых мешков между популяциями *C. juncea* и *C. graminea* условиями произрастания невозможно, так как популяции обитают в одинаковых условиях. Тем не менее первые имеют втрое более низкий уровень дегенерирующих мешков и характеризуются довольно высокой частотой встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития. Это указывает на то, что и апомиксис сам по себе не может являться причиной дегенерации зародышевых мешков у *C. graminea*. Тем более, что видам рода свойственна диплоспория (Nogler, 1984; Терехин, 1996), при которой в принципе не может быть конкурентных отношений между апомейотическими и мейотическими зародышевыми мешками в силу того, что в семязачатке может быть только либо тот, либо другой. Скорее, эти факты позволяют предполагать, что причиной высокого уровня дегенерации зародышевых мешков является как раз низкая склонность популяции *C. graminea* к апомиктичному размножению при сложностях в развитии мегагаметофита, связанных либо с гибридогенным происхождением, либо с нечетным или некратным основному числу хромосом уровнем плоидности растений. Кстати, хотя и меньший, но все же достаточно высокий (до 1/3), одинаковый во всех популяциях и во все годы наблюдений процент дегенерирующих зародышевых мешков отмечен также в популяциях *C. juncea*, что, вероятно, связано с теми же причинами, но проявляется с меньшей частотой (в 3 раза). В пользу данного предположения говорит и высокий процент растений нечетного уровня плоидности в исследованных популяциях (Кашин и др., 2003). Таким образом, между растениями *C. graminea* и *C. juncea* существуют не только различия по ряду морфологических, но и ряду цитоэмбриологических признаков.

По литературным данным, для *C. juncea* указан уровень плоидности $2n = 3x = 15$, а для *C. graminea* — $2n = 4x = 20$ (Хромосомные..., 1969; Леонова, 1989; Числа..., 1990). Однако, согласно результатам наших исследований, в 1999 г. не было достоверных различий в характере кариотипической изменчивости между растениями популяций *C. juncea* (85) и *C. graminea* (85^a) из одного биотопа. И та и другая популяции состояли преимущественно (на 65.9—72.7 %) из тетраплоидов ($2n = 4x = 20$) при незначительной доле триплоидов, анеуплоидов и растений более высоких уровней плоидности (6x и 8x) (Кашин, 2000), хотя при исследовании популяций *C. juncea* из других мест обитаний Саратовской обл., да и в указанной популяции в другие годы наблюдений, подавляющее большинство растений действительно было триплоидным, либо соотношение триплоидов и тетраплоидов в них было примерно равным, причем до 1/4 вегетировавших в популяциях растений имели в потомстве особи 2—3 уровней плоидности (Кашин и др., 2003).

В связи с наблюдавшимся контрастом в проявлении апо- и амфимиксиса, а также дегенерационных процессов в мегагаметофите у растений *C. juncea* и *C. graminea* интересны основные различия в морфологических признаках, по которым систематики относят растения к тому или иному виду (Леонова, 1964, 1989). Более или менее значимыми из них являются различия между двумя видами лишь по форме и внешнему строению семени и, в гораздо меньшей мере, еще по признаку наличия или отсутствия коротких и редких щетинок по средней жилке внутренних листочков обертки. Остальные морфологические отличия между растениями двух видов носят чисто количественный, а не качественный характер. К тому же, как показывают наши исследования, в смешанных популяциях двух видов всегда обнаруживается спектр непрерывных переходов в степени проявления этих признаков от растений одной крайней формы до другой. Поэтому для анализа приходится отбирать в популяциях растения с более или менее ярко выраженным комплексом признаков того или другого вида. При этом в большинстве случаев изменчивость этих признаков подчиняется следующей закономерности: размеры вдоль продольной оси органов (длина листьев, длина ножки корзинки, длина внутренних листочков обертки и т. п.) больше у растений *C. graminea*, размеры в поперечном сечении органов больше у растений *C. juncea* (табл. 3) и, как следствие этого, отношение длины и ширины осевых органов растений и их частей у *C. graminea* чаще всего больше, чем у *C. juncea*. Эти различия связаны, очевидно, с интенсивностью полярного роста вегетативных органов растений. Они, безусловно, детерминированы генетически, но, в конечном счете, опосредованы эпигенетическими механизмами, прежде всего механизмами фитогормональной регуляции роста и развития растений (Полевой, Саламатова, 1991).

Кстати, подобного же рода изменчивость наблюдалась у растений двух других видов этого рода, относящихся к подроду *Brachyrhynchus* (Iljin) Leonova. В сходных (экстремальных для обоих видов) условиях обитания — узкая полоса прибугристой степи — растения *C. ambigua* и *C. pauciflora* отличались друг от друга только по ширине листьев. Однако при культивировании потомства этих растений в вегетационных сосудах в оптимальных условиях обитания происходил возврат к морфотипу растений того или другого вида. Равно как и при обитании в несходных, но типичных для того или иного вида местах (*C. ambigua* — на бугристых песках, а *C. pauciflora* — в типичной песчаной степи) растения обоих видов различались друг от друга существенно по целому комплексу признаков. Однако и

ТАБЛИЦА 3

Основные морфологические различия между *Chondrilla juncea* и *C. graminea**
(по: Леонова, 1964, 1989)

Морфологические признаки	*C. juncea*	*C. graminea*
Высота растений, см	50—100	(20)30—100
Толщина стебля, мм	до 6	1.5—5
Длина ножек корзинок, мм	0	8—30
Щетинки по средней жилке внутренних листочков обертки	Отсутствуют	Короткие и редкие
Длина расширенной части семянок, мм	3—4	2.5—4
Чешуйки коронки семянки: длина, мм; расположение по расширенной части семянки	0.5—1; на 1/4—1/3 длины	Около 0.5; лишь в верхней части
Носик семянки: длина, мм; толщина, утолщение в верхней части**	4—6; тонкий, без или со слабым утолщением	3—4(5); толстоватый, с булавовидным утолщением
Длина листьев прикорневой розетки, см	7—13.5	13—15
Ширина листьев прикорневой розетки, см	3—8	0.5—4.5
Длина остальных листьев, см	3—8	6—8.5
Ширина остальных листьев, мм	(1)2—6	0.5—2.5(3)
Листья	Острые или притупленные	Острые
Число цветков в корзинке, шт.	(8)11(12)	11
Длина внутренних листочков обертки, мм	10—12	12—14
Длина корзинок при плодах, мм	16—19	14—18

Примечание. * Остальные признаки совпадают для обоих видов; ** степень проявления признака у видов, указанная в таблице (Леонова, 1989), не соответствует другому описанию (Леонова, 1964), в соответствии с которым она по сути обратная.

в естественной популяции около 5 % растений *C. pauciflora* представляли собой уклоняющиеся формы, сочетающие в себе признаки обоих видов, причем возможность гибридизации между этими видами отрицается (Каришнев, 1932). Таким образом, один и тот же характер изменчивости достигался и за счет модификаций, и за счет изменений генома, причем изменчивость касалась, как и при наблюдении за нашими объектами, соотношения продольных и поперечных размеров вегетативных органов и их частей. По литературным данным, растения *C. ambigua* имеют число хромосом $2n = 2x = 10$ и считаются половыми, а растения *C. pauciflora* имеют число хромосом $2n = 3x = 15$ и считаются апомиктичными (Poddubnaja-Arnoldy, 1933; Леонова, 1989).

Итак, по результатам нашего исследования в характере изменчивости морфотипа растений двух видов прослеживается определенная зависимость, состоящая в следующем. Чем бóльшими оказывались продольные размеры органов растений по отношению к поперечным, тем бóльшая выраженность полового размножения и бóльшая доля дегенерирующих зародышевых мешков наблюдалась (*C. graminea*); и, напротив, чем меньшим оказывалось это соотношение, тем бóльшим был процент апомиксиса и ниже доля дегенерирующих зародышевых мешков (*C. juncea*). На основании этого, очевидно, можно сделать только один вывод: факторы, определяющие интенсивность полярного роста растений и путь семенной репродукции (амфи-апомиксис), близки, что косвенно указывает на роль эндогенных физиологических регуляторных механизмов в определении пути семенной репродукции. Ранее на примере некоторых видов семейств *Asteraceae* и *Poaceae* при культивировании неоплодотворенных завязей *in vitro* нами была показана роль ауксинцитокининового баланса в индукции партеногенеза (Кашин и др., 2000а, б). На подобного рода зависимость указывают и другие авторы (Гусаковская, Блинцов, 2001).

В исследованных нами популяциях растений двух видов рода *Chondrilla* бóльшая доля растений нечетного уровня плоидности и анеуплоидов приводит к хромосомной несбалансированности геномов и, вероятно, является причиной дегенерации зародышевых мешков из-за нарушений в нормальном течении мейоза. Нормально формируются по большей части только диплоспорические зародышевые мешки. Это свидетельствует о том, что склонность к диплоспории и последующему партеногенезу проявляют только растения с морфотипом *C. juncea*, т. е. с морфотипом, являющимся следствием менее интенсивного полярного роста растений. Отсюда низкий процент дегенерирующих мешков, но высокий процент зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития у этого вида. В смешанных популяциях растений обоих видов наблюдается не только весь спектр непрерывных переходов от морфологических признаков одного вида к морфологическим признакам другого, но и сложная, однако скоррелированная динамика морфологической изменчивости, степени сбалансированности генома, доли дегенерировавших зародышевых мешков и способа семенного размножения.

Все вышеизложенное — еще одно указание на то, что проблема выбора пути семенной репродукции (апо-амфимиксис) у цветковых — это прежде всего проблема эпигенетических механизмов перехода на тот или иной способ размножения, а также факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных. Такое заключение напрашивается по результатам анализа проблемы детерминации апомиксиса целым рядом авторов (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994; Carman, 1997, 2000; Grimanelli et al., 2001), которые ставят проявление гаметофитного апомиксиса в зависимость, прежде всего, от эпигенетических (физиологических) механизмов регуляции.

Уровень семенной продуктивности при свободном цветении независимо от условий обитания и довольно значительного пространственного удаления популяций *C. juncea* в один год наблюдения достоверно не различался. Исключением являются только данные по 2002 г., когда популяция из Б.-Карабулакского р-на в 2 раза превосходила популяцию из Краснокутского р-на, а популяция из Хвалынского р-на имела промежуточную, достоверно отличающуюся от предыдущих двух популяций семенную продуктивность при этом режиме цветения. Чаще всего и при беспыльцевом режиме цветения в пределах каждого года наблюдений не было достоверных различий между популяциями. Однако при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков в 2000, 2001 и 2003 гг. в популяции из Краснокутского р-на семенная продуктивность была в 1.5—2 раза выше, чем в популяции из Б.-Карабулакского р-на (60.1— 70.4 и 32.1—45.1 % соответственно) (табл. 4).

В то же время по годам при всех трех режимах цветения уровень семенной продуктивности значительно различался. Особенно сильные колебания имели место при беспыльцевом режиме цветения (0.0—52.3 %) и при свободном цветении (13.4— 89.1 %) (табл. 4).

Очевидно, что при свободном цветении имеют возможность завязываться как агамоспермные, так и гамоспермные семена, причем последние — как автогамно, так и аллогамно, в то время как в условиях изоляции кастрированных цветков могут завязываться только агамоспермные семена. При цветении в условиях изоляции некастрированных цветков семена могут завязываться только автогамно и апомиктично.

Таким образом, выраженность апомиксиса в исследованных популяциях колебалась по годам в интервале от 0.0 до 52.3 %. При этом обращает на себя внимание синхронность изменения частоты апомиксиса по годам в обоих исследованных популяциях. Так, в 2000 г. она была на уровне 42.5—52.3 %, в 2001 г. — почти в 2 раза ниже (27.7 % в обеих популяциях), в 2002 г. — еще ниже (0.0—17.6 %), в 2003 г. — на уровне 14.2—18.7 %, а в 2004 г. вообще равнялась нулю в обеих популяциях. Синхронная динамика выраженности апомиксиса в популяциях этого вида растений указывает на существенную зависимость ее от внешних условий, т. е. от факторов физиологической регуляции. То, что популяции, демонстрирующие синхронность этой динамики, значительно удалены друг от друга территориально и обитают при достаточно контрастных среднемноголетних параметрах климата, означает, что факторы, определяющие степень выраженности апомиксиса, по характеру своему относятся к глобальным климатическим факторам, претерпевающим синхронность изменений на значительных территориях.

Характерно, что семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения в 2000 г. достоверно не отличалась от семенной продуктивности в условиях свободного цветения. В 2001 г. вдвое, а в 2003 г. более чем втрое уступала таковой, в то время как в 2002 и 2004 гг. вообще была равна нулю. Это говорит о том, что популяция *C. juncea* имеет относительно неустойчивую систему семенного размножения и в отдельные годы высокий процент (до 100 %) семян завязывается половым путем. Степень выраженности гаметофитного апомиксиса в различные годы в этих популяциях также существенно варьирует (от 0 до 100 %). Таким образом, факультативно апомиктичные популяции *C. juncea* имеют высокую степень выраженности полового размножения, подвержены значительным колебаниям соотношения половых и апомиктичных семян в различные годы и характеризуются нестабильностью системы семенной репродукции, так же как и семенной продуктивности.

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Chondrilla*

Вид и № популяции	Режим цветения	Семенная продуктивность, %					
		1999 г.	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.
C. juncea 67	Свободное	85.3 ± 4.1	40.6 ± 7.6	64.3 ± 6.3	34.4 ± 4.0	62.9 ± 7.5	87.5 ± 12.5
	Самоопыление		60.1 ± 8.5	70.4 ± 8.0	51.3 ± 7.9	67.9 ± 10.3	63.7 ± 13.8
	Беспыльцевой		52.3 ± 12.8	27.7 ± 14.0	0	18.7 ± 8.4	0
C. juncea 94	Свободное	89.1 ± 2.1	57.1 ± 7.6	58.2 ± 9.9	76.3 ± 6.1	56.7 ± 7.1	84.0 ± 4.6
	Самоопыление	30.4 ± 12.8	32.1 ± 9.0	45.1 ± 6.7	62.0 ± 7.1	38.3 ± 8.1	81.3 ± 6.9
	Беспыльцевой		42.5 ± 10.1	27.7 ± 7.0	17.6 ± 6.9	14.2 ± 5.7	0
C. juncea 85	Свободное	88.2 ± 1.9				13.3 ± 5.4	
C. juncea 113	»				49.8 ± 5.3		
C. graminea 85[a]	»	29.4 ± 7.1					
C. × *juncea-canecens* 72	»		58.3 ± 14.2				

В условиях цветения при изоляции некастрированных цветков в одних и тех же популяциях *C. juncea* семенная продуктивность была, как правило, выше, чем при беспыльцевом режиме. Только в 2000 г. в обеих популяциях она достоверно не отличалась при том и другом режиме цветения. Чаще всего уровень ее при изоляции без кастрации был промежуточным между семенной продуктивностью при свободном цветении и таковой при беспыльцевом режиме (табл. 4). Это говорит о том, что популяции *C. juncea*, скорее всего, являются факультативными самоопылителями. Т. е. эта апомиктичная форма с ярко выраженной факультативностью проявляет склонность и к значительной выраженности самофертильности. Подобного рода закономерность отмечена нами и для другого апомиктичного вида с ярко выраженной факультативностью этого способа размножения — *Pilosella officinarum* L. (Кашин, Демочко, 2003).

Примечательно, что при свободном режиме цветения семенная продуктивность популяции Краснокутского р-на по двум из пяти лет наблюдения оказалась достоверно ниже, чем при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков (табл. 4). Это может свидетельствовать в пользу того, что у растений данной популяции аллогамия затрудняет завязываемость семян. Можно предположить, что при перекрестном оплодотворении диплоспоровых зародышевых мешков гаплоидной пыльцой зачастую образуются зародыши нечетных уровней плоидности, что и ведет к понижению уровня завязываемости семян. В пользу данного предположения говорит и динамика кариотипической изменчивости, наблюдаемая в данной популяции, при высоком проценте растений нечетного уровня плоидности (Кашин и др., 2003а). Причиной снижения завязываемости семян при этом может быть и нарушение баланса уровней плоидности между клетками зародыша и эндосперма, что в свою очередь может вести к импритингу, связанному с несовместимостью зародыша и эндосперма, несущих разную долю отцовского и материнского начала. Считается, что у цветковых растений зародыш, а значит, и семя, нормально развивается только при условии соотношения плоидности зародыша и эндосперма 2 : 3 (Nogler, 1984). Однако у апомиктов, особенно у автономных, это соотношение зачастую нарушено (Grimanelli et al., 1997; Camilo, Quarin, 1999; Gutierrez-Marcos et al., 2003). Это может вести к понижению семенной продуктивности растений в популяции.

Таким образом, при исследовании двух популяций диплоспорового вида *C. juncea* наблюдаются следующие закономерности. Семенная продуктивность в условиях свободного цветения в популяциях была довольно нестабильной, варьируя в интервале 13—89 %. Популяции характеризовались сильно выраженной факультативностью апомиксиса, относительно неустойчивой системой семенного размножения и склонностью к половому воспроизводству. Степень выраженности апомиксиса при этом в различные годы в этих популяциях существенно варьировала в интервале от 0 до 100 %. Напрашивается вывод о том, что факультативно апомиктичные популяции с высокой степенью выраженности амфимиксиса подвержены значительным колебаниям соотношения половых и апомиктичных семян в различные годы. Так как одна и та же тенденция наблюдалась во всех исследованных популяциях из различных мест обитания, можно говорить о том, что это связано, прежде всего, с изменяющимися климатическими условиями. В условиях цветения при изоляции некастрированных цветков и при свободном цветении в большинстве случаев нет достоверных различий семенной продуктивности, в то время как семенная продуктивность при беспыльцевом режиме зачастую уступала таковой при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков. Это говорит о том, что растения популяций *C. juncea*, скорее всего, являются факультативными самоопылителями. Т. е. именно неустойчивая факультативно апомиктичная форма проявляет склонность и к значительной выраженности самофертильности.

В стрессовых условиях обитания популяции характеризуются большей нестабильностью системы семенного размножения. Существенное колебание семенной продуктивности при свободном цветении в исследованных популяциях данного вида при условии неустойчивости системы семенного размножения указывает на то, что виды и популяции с ярко выраженной факультативностью апомиксиса характеризуются нестабильностью семенной продуктивности.

Характерно, что при свободном цветении обитающие в одном и том же биотопе растения *C. graminea* (популяция $85^{а}$) имели в 3 раза меньшую семенную продуктивность, чем растения *C. juncea* (популяция 85) (29.4 ± 7.1 против 88.2 ± 1.9 %) (табл. 4).

Благодарности

Работа частично выполнена за счет средств Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений. М., 1992. 400 с.

Гусаковская М. А., Блинцов А. Н. Возможные факторы индукции ранних этапов эмбриогенеза у покрытосеменных // Физиол. раст. 2001. Т. 48. № 4. С. 491—497.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Ильин М. М. Chondrilla L. // Бюл. отдел. каучукон. 1930. № 3. С. 1—61.

Каришнев Р. В. Изменчивость двух видов хондрилл (*Chondrilla ambigua* Fisch. и *C. pauciflora* Ldb.) // Бот. журн. 1932. Т. 17. № 4. С. 401—414.

Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Усп. соврем. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 501—511.

Кашин А. С., Куприянов П. Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов, 1993. 196 с.

Кашин А. С., Блюднева Е. А., Силкин М. А. Активация мегагамет и регуляция эмбриогенеза в культуре *in vitro* неоплодотворенных завязей проса посевного // Физиол. раст. 2000а. Т. 47. № 2. С. 291—301.

Кашин А. С., Блюднева Е. А., Седлецкая О. В., Григорьева В. В. Потенциал развития мегагамет некоторых апомиктичных и половых форм *Asteraceae* в культуре неоплодотворенных завязей *in vitro* // Физиол. раст. 2000б. Т. 47. № 4. С. 548—554.

Кашин А. С., Демочко Ю. А. Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 42—56.

Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынова В. С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 35—54.

Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков. А. с. № 919636 // Бюл. изобр. 1982. С. 14. С. 7.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Леонова Т. Г. Род Хондрилла — *Chondrilla* L. // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 560—586.

Леонова Т. Г. Хондрилла — *Chondrilla* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 57—61.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1940. 824 с.

Определитель растений Среднего Поволжья. Л., 1984. 392 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991. 239 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae.* Л., 1987. 392 с.

Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М.; Л., 1928. 630 с.

Терёхин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 377 с.

Флора Юго-Востока европейской части СССР / Ред. Б. К. Шишкин. Вып. VI. *Pirolaceae — Compositae.* М.; Л., 1936. 484 с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства *Aceraceae — Menyanthaceae.* Л., 1990. 509 с.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов, 2002. 688 с.

Bergman B. Chondrilla chondrilloides, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38. N 3. P. 367—369.

Bremer K. Asteraceae cladistics and classification. Portland, 1994.

Camilo L., Quarin C. L. Effect of pollen source and pollen ploidy on endosperm formation and seed set in pseudogamous apomictic *Paspalum notatum* // Sex. Plant Repr. 1999. Vol. 11. N 6. P. 331—335.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51—94.

Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции / Ред. Т. Б. Батыгина. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 218—245.

Dickinson H. G. The regulation of alternation of generation in flovering plants // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1994. Vol. 69. N 3. P. 419—442.

Dijk van P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixes: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Phil. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1113—1121.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // Hereditas. 1977. Vol. 87. P. 107.

Grimanelli D., Hernandez M., Perotti E. et al. Dosage effects in the endosperm of diplosporous apomictic *Tripsacum* (*Poaceae*) // Sex. Plant Repr. 1997. Vol. 10. N 5. P. 279—282.

Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniklaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixis // Trens in genetics. 2001. Vol. 17. N 10. P. 597—604.

Gutierrez-Marcos J. F., Pennington P. D., Costa L. M., Dickinson H. G. Imprinting in the endosperm: a possible role in preventing wide hybridization // Philosoph. Transact. Biol. Sci. 2003. Vol. 358. N 1434. P. 1105—1111.

Kashin A. S. Physiological aspects of apomixis in angiosperms // Apomixis Newsletter. 1992. N 4. P. 19—24.

Nijs J. C. M. den, Sterk A. A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in Central Europe // Bot. Jahrb. Syst. 1980. Bd 101. S. 527—554.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 475—518.

Poddubnaja-Arnoldy W. A. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten // Planta. 1933. Bd 19. H. 1. S. 46—86.

Williamse M. T. M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. N 5. P. 19—32.

SUMMARY

It has been demonstrated that there are differences in seed reproduction system parameters among plants of the populations of *C. juncea* and *C. graminea*. In the *C. juncea* populations frequency of embryo sacs with the signs of apomictic development did not fall lower then 17.45 ± 5.18 %. Degenerating embryo sac percentage in all the populations ranged from 21.1 to 29.3 %. In the populations of *C. graminea* the frequency of the embryo sacs with the signs of apomictic development more often was 0, and the frequency of the degenerating embryo sacs was three times more than in the *C. juncea* populations (68.5—78.1 %). The *C. juncea* populations were characterized by relatively unstable system of seed reproduction. The frequency of apomixis in them ranged from 0 to 100 % in different years. A synchronous dynamic of the apomixis frequency in the spatially separated populations of *C. juncea* by years points to its considerable dependence on climatic factors. The plants of *C. juncea* populations are most probably facultative selfpollinators. In the mixed populations containing plants of both species there is not only all the spectrum of uninterrupted transition from morphological traits of one species to morphological traits of another one, but also correlating dynamics of morphological variability, degree of genome balance, percentage of degenerated embryo sacs an the mode of seed reproduction take place. The more longitudinal organ sizes prevailed transversal ones the more manifestation of sexual reproduction and the more percentage of degenerating embryo sacs was observed in plants (*C. graminea*); and, on the contrary, the less this ratio was the more percentage of apomixis was and the less part of degenerating embryo sacs was (*C. juncea*). The factors determining the intensity of plant polar growth and the pathway of seed reproduction (amphy-apomixis) are of the same nature, indirectly showing the role of endogenous physiological regulatory mechanisms in determination of the pathway of seed reproduction.

УДК 582.736 : 502.753 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© С. В. Бытотова, И. И. Гуреева

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЭНДЕМИКА ОСТРОВНЫХ ПРИЕНИСЕЙСКИХ СТЕПЕЙ — *OXYTROPIS NUDA* (*FABACEAE*)

S. V. BYTOTOVA, I. I. GUREYEVA. ECOLOGICAL AND DEMOGRAPHIC ANALYSIS COENOPOPULATIONS OF *OXYTROPIS NUDA* (*FABACEAE*), AN ENDEMIC OF INSULAR STEPPES ADJACENT TO THE YENISEI

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: herb@bio.tsu.ru
Поступила 04.07.2005

На основе популяционно-онтогенетических исследований эндемичного вида островных приенисейских степей *Oxytropis nuda* Basil. анализируется демографическая структура и состояние ценопопуляций вида.

Ключевые слова: *Oxytropis nuda*, палеоэндемик, экология, биоморфология, онтогенез, демография, состояние ценопопуляций, островные приенисейские степи.

Oxytropis nuda Basil. — реликт плейстоценовой эпохи (Положий, 2002), эндемик островных приенисейских степей. Вид является редким: внесен в сводки «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980), «Редкие и исчезающие виды растений Хакасии» (1999), включен в Красную книгу Республики Хакасия (2002) со статусом 3 (R) и рекомендован для государственной охраны. Цель данного исследования — изучение распространения, фитоценотической приуроченности, биоморфологии, онтогенеза и структуры популяций *O. nuda*.

O. nuda ранее (Положий, 1994) приводился как хакасский эндемик. Флористическое обследование приенисейских островных степей и лесостепей, проведенное коллективом сотрудников Гербария Томского университета с 1997 по 2001 г., анализ фондовых материалов Гербария им. П. Н. Крылова и литературных источников (Черепнин, 1963; Флора островных..., 2002) показали, что вид встречается в Республике Хакасия в пределах Абаканской, Июсо-Ширинской степей и в предгорьях Кузнецкого Алатау; в пределах Красноярского края в Минусинской степи, Енисейско-Чулымской и Красноярской лесостепях. Основной ареал вида сосредоточен в хакасских степях (32 местонахождения), в Минусинской степи известно всего 7 местонахождений вида, по 1 местонахождению выявлено в Енисейско-Чулымской и Красноярской лесостепях. В целом ареал *O. nuda* не выходит за пределы островных приенисейских степей, вид можно считать эндемиком этой территории.

Наши исследования проводились на территории Республики Хакасия в Абаканской степи (Аскизский р-н, окрестности с. Аскиз и пос. Бельтырского; Бейский р-н, окрестности с. Бея), в предгорьях Кузнецкого Алатау (Ширинский р-н, правобережье р. Белый Июс, окрестности с. Ефремкино) в 1998 и 2005 гг. и на территории Красноярского края в Минусинской степи (Минусинский р-н, вершина горы Седловатой в 8 км от оз. Тагарское, Краснотуранский р-н, гора Тепсей) в 2000 г.

Материал и методы

Онтогенез и строение ценопопуляций (ЦП) *O. nuda* изучали в 8 сообществах. Изучение онтогенеза и демографической структуры ценопопуляций проводили с применением принятых в современной популяционной биологии растений принципов и методов, разработанных Т. А. Работновым (1950), А. А. Урановым (1975) и их школами (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Поскольку *O. nuda* является эндемичным и редким видом, исследование его биоморфологии и популяционной биологии проводили на одних и тех же площадках с минимальным изъятием особей из популяции (Программа..., 1986).

В качестве основных демографических параметров ценопопуляции были изучены онтогенетический (возрастной) спектр, жизненность и способ самоподдержания.

Демографическую структуру ценопопуляции определяли как соотношение разных онтогенетических (возрастных) групп в ценопопуляции. Онтогенетический спектр представлен в виде гистограмм, в которых отражено относительное участие возрастных групп (в процентах от общего числа особей). Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляции *O. nuda* в сообществах закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 0.25 и 1 м^2. На площадках подсчитывалось общее число особей для определения плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных групп для определения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически целостная особь. Жизненность популяции определяли по мощности генеративных особей (молодых, средневозрастных и старых) с учетом плотности и полночленности ценопопуляции. На основании всех параметров определяли состояние ценопопуляций *O. nuda*.

Экологическая оценка местообитаний проводилась по геоботаническим описаниям, сделанным авторами и любезно предоставленными М. Н. Диркс, с использованием стандартных экологических шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967, 1974).

Результаты и их обсуждение

Oxytropis nuda произрастает в настоящих степях по каменистым и щебнистым склонам гор в составе злаковых, разнотравных, полынно-злаковых, караганово-разнотравных, разнотравно-остролодочниковых, копеечниково-остролодочниковых, осоково-злаково-остролодочниковых, разнотравно-осоковых степей.

Ниже приводим описания изученных нами сообществ с участием *O. nuda*.

1. Злаковая каменистая степь на вершине горы Седловатой в 8 км от оз. Тагарское. Отмечено 20 видов, общее проективное покрытие травостоя — 20—25 %, средняя высота — 25 см. Доминирует *Poa angustifolia* L. (с 4—6 до 8 %), с проективным покрытием 1—2 % участвуют *Oxytropis nuda*, *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb., *Thymus minussinensis* Serg., *Artemisia frigida* Willd., *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Potentilla acaulis* L., *Thalictrum foetidum* L. В меньшем обилии встре-

чаются *Agropyron kazachstanicum* (Tzvel.) Peschkova, *Kitagawia baicalensis* (Redow. ex Willd.) M. Pimen., *Galium verum* L., *Potentilla sericea* L., *Silene graminifolia* Otth, *Alyssum biovulatum* N. Busch и др.

2. Караганово-разнотравная каменистая степь на юго-западном каменистом склоне горы Тепсей. С общим проективным покрытием 35—40 %, и средней высотой травостоя 15—20 см, отмечено 15 видов. Разреженный кустарничковый ярус представлен *Caragana pygmaea* (L.) DC. С покрытием 6—8 % участвует *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring. Травяной покров представлен немногочисленными особями, располагающимися группами: *Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Potentilla acaulis*, *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Gypsophila patrinii* Ser., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Iris humilis* Georgi, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss. и др. *Oxytropis nuda* встречается с проективным покрытием <1 %.

3. Полынно-злаковая степь с караганой по южному склону в окрестностях с. Аскиз. С общим проективным покрытием 40 % и средней высотой травостоя 50—60 см отмечено 22 вида, среди которых преобладает *Koeleria chakassica* Reverd. (8—10 %), содоминантами являются *Stipa krylovii* Roshev., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Artemisia frigida* и *A. nitrosa* Web. (6—8 %). Кустарниковый разреженный ярус образован *Caragana pygmaea.* С проективным покрытием 1—2 % участвуют *Oxytropis nuda*, *Agropyron kazachstanicum* и др. В значительно меньшем обилии встречаются *Veronica pinnata* L., *Oxytropis reverdattoi* Jurtz. и др.

4. Разнотравная каменистая степь в окрестностях пос. Бельтырского близ вершины хр. Сарой. Травяной ярус очень разрежен (покрытие 10—15 %), включает 9 видов: *Koeleria chakassica*, *Hedysarum turczaninovii* Peschkova, *Oxytropis nuda*, *Potentilla sericea*, *Eritrichium jenisseense* Turcz. ex A. DC., *Arctogeron gramineum* (L.) DC. и др.

5. Разнотравно-остролодочниковая степь близ вершины горы в окрестностях с. Бея. В травяном покрове (покрытие 35—40 %) отмечено 17 видов. Доминирует *Oxytropis nuda* (6—8 %), в меньшем обилии встречаются *Potentilla sericea* (3—5 %). С проективным покрытием <1 % участвуют *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Astragalus palibinii* Polozh., *Hierochloë glabra* Trin., *Thalictrum foetidum*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida* и др.

6. Осоково-злаково-остролодочниковая степь с караганой по южному склону и в верхней части горы в окрестностях с. Бея. С проективным покрытием травостоя 40 % отмечено 19 видов. Преобладает *Oxytropis nuda* (9—10 %), содоминантами являются *Hierochloë glabra* (6—8 %) и *Carex duriuscula* C. A. Mey. (5—6 %). С обилием 1—2 % встречаются *Potentilla sericea* и *Youngia tenuifolia*, <1 % отмечены: *Hedysarum turczaninovii*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Astragalus depauperatus* Ledeb., *Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker и др. Разреженный кустарниковый ярус представлен *Caragana pygmaea.*

7. Копеечниково-остролодочниковая каменистая степь по южному склону в окрестностях с. Бея. С общим проективным покрытием 25—30 % выявлено 13 видов, среди которых доминирует *Oxytropis nuda* (10—12 %), содоминирует *Hedysarum turczaninovii* (5—6 %). С меньшим обилием (1.5—2 %) отмечены: *Helictotrichon altaicum* Tzvel., *Koeleria cristata*, *Potentilla sericea*, проективное покрытие *Potentilla acaulis*, *Eritrichium jenisseense*, *Iris humilis* и другие не превышает 1 %.

8. Разнотравно-осоковая степь на щебнистом склоне, расположенная на правобережье р. Белый Июс. С общим проективным покрытием около 40 % насчитывается 35 видов. Доминирует *Carex pediformis* C. A. Mey. (3 %). С проективным покрытием 1—2 % встречаются *Aster alpinus* L., *Thalictrum foetidum*, *Hedysarum gmelinii.* В меньшем обилии представлены *Oxytropis nuda*, *Artemisia gmelinii* Web.,

Eritrichium jenisseense, *Potentilla elegantissima* Polozh., *Stevenia cheiranthoides* DC., *Carex duriuscula* C. A. Mey. и др.

Местонахождения *O. nuda* в момент исследования находились как в естественных и слабо нарушенных ценозах 1, 2 и 8, так и в ценозах (3—7), которые входили в зону пастбищного использования (прогон и выпас крупного и мелкого рогатого скота). Весной 2005 г. эти местообитания были подвержены пожарам.

Расчеты по шкалам увлажнения, богатства и засоления почв и пастбищной дигрессии (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967, 1974) показали, что *O. nuda* встречается на довольно богатых почвах (ступени 12—14 по шкале богатства и засоления почвы) с сухолуговой (52.5—53.2) и лугостепной (48—52) ступенями увлажнения, со слабым и умеренным влиянием выпаса (ступени 3—5 по шкале пастбищной дигрессии), т. е. является мезоэутрофом и ксеромезофитом. В большинстве случаев *O. nuda* входит в состав степных фитоценозов, высота травяного покрова которых в среднем составляет 15—25 см и не превышает 50—60 см, а проективное покрытие травостоя в среднем составляет 15—20 %. Проективное покрытие *O. nuda* при этом не превышает 1—2 %. Эдификаторами таких фитоценозов являются *Poa angustifolia*, *Stipa krylovii*, *Agropyron kazachstanicum*, *Artemisia frigida*, *Galium verum*, *Youngia tenuifolia*, *Thalictrum foetidum*, *Arctogeron gramineum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla acaulis*, *P. sericea*, *Gypsophila patrinii*, *Kitagawia baicalensis*. Из исследованных степных фитоценозов с участием *O. nuda* (всего 21) фитоценотический оптимум отмечен в копеечниково-остролодочниковой степи по южному склону (окрестности с. Бея), расположенной на довольно богатых почвах (ступень 14 богатства и засоленности почвы), с лугостепной ступенью увлажнения (48) и умеренным влиянием выпаса (4.8), где он является доминантом с проективным покрытием 10—12 %.

По климатическим особенностям местообитаний *O. nuda* относится к видам, обитающим на территории с нижнегорным (ступени 12—15) и пергумидным (ступени гумидности 5—6) режимами и предпочитающим относительно теплые склоны (ступени радиационного баланса 2.8) (Диркс, Некратова, 1999).

Биоморфология *Oxytropis nuda*

O. nuda является стержнекорневым, поликарпическим травянистым гемикриптофитом с многоглавым погруженным каудексом, вегетативными розеточными полициклическими и удлиненными пазушными монокарпическими генеративными надземными побегами.

Корневая система представлена длинным, тонким, маловетвящимся, стержневым корнем. В базальной части корня видны горизонтальные складки коры, свидетельствующие о втягивающей деятельности корня, в результате которой каудекс постоянно оказывается погруженным в почву. Корень гибкий, волокнистый, прочный на разрыв. К концу жизни особи корень и каудексы скручиваются вправо.

Побеговая система представлена надземными и подземными побегами. Надземные побеги у взрослых особей 2 типов: розеточные вегетативные олиственные (главный и боковые) и пазушные генеративные безлистные (стрелка). Подземная побеговая система взрослых особей представлена многоглавым каудексом, который формируется в процессе онтогенеза в результате втягивания в почву оси (осей) розеточных побегов. Каудексы тонкие, равновершинно ветвистые, погруженные, несущие остатки отмерших листьев и спящие почки.

Вегетативные побеги полициклические с открытым типом почек возобновления и моноподиальным нарастанием. Листья сложные, непарноперистые, состоящие из общего стержня и попарно расположенных листочков в числе (1) 3—5 пар. Листочки 11—29 мм дл. и 2—3 мм шир., линейные или ланцетовидные с завернутыми вверх краями, голые или опушенные редкими прижатыми белыми волосками. По краям листочков расположены длинные реснички, собранные на кончиках в виде кисточки.

Генеративные побеги безлистные, пазушные, полициклические, монокарпические, крепкие с крупными фиолетовыми цветками, собранными по 3—5 в малоцветковую кисть. Цветоносы равны или короче листьев, с опушением из белых волосков лишь у самого соцветия. После опадания цветков или плодов цветоносы могут сохраняться в течение некоторого времени.

Вегетативное размножение особей *O. nuda* может происходить в форме сенильного распада с расщеплением корня и образованием отдельных слабо жизнеспособных партикул. В случае распада особи после отмирания корня образуются нежизнеспособные партикулы, состоящие из каудекса и надземных побегов.

Периодизация онтогенеза *Oxytropis nuda*

В онтогенезе *O. nuda* выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 9 онтогенетических состояний: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное, старое генеративное, субсенильное и сенильное.

Признаками, маркирующими возрастные состояния, являются: наличие семядольных листьев, степень развития розеточного побега: число, размеры и морфология листьев, степень развития и разветвленности каудекса, размеры и разветвленность стержневого корня, наличие и степень развития генеративных побегов.

Латентный период представлен семенами, заключенными в плод. Семена, размером 2.5 мм дл. и 2 мм шир., почковидной формы, гладкие, кожистые, коричневые (рис. 1, *а*). Плод — прямостоячий овальный (12 мм дл. и 8 мм шир.) одногнездный боб с одной очень узкой брюшной перегородкой, густо опушенный длинными прижатыми белыми волосками (на некоторых бобах отмечено наличие коротких черных волосков). При созревании семян плоды легко опадают, растрескиваются по брюшному шву. Прорастание семян надземное. В лабораторных условиях семена после 8 мес хранения при комнатной температуре проросли на 19-й день. Всхожесть семян без стратификации составила в среднем 52 %.

Прегенеративный период представлен проростками, ювенильным, имматурным и виргинильным онтогенетическими состояниями.

Проростки (*p*) (рис. 1, *б*) — небольшие растения с 2 широкояйцевидными семядольными листьями 4 мм дл., 2 мм шир., срастающимися при основании, с гипокотилем 3 мм дл. и главным корнем 15 мм дл.

Ювенильные (*j*) растения (рис. 1, *в*) 1—2 см выс., имеют главный вегетативный розеточный побег, гипокотиль и главный стержневой корень от 22 до 58 мм дл., сохраняющийся до конца жизни. Розеточный побег образует 3—4 листа, опушенных длинными отстоящими волосками. Листья 6—18 мм дл., чаще всего состоят из общего стержня и 1 конечного листочка; листья, появившиеся у особей в конце этого онтогенетического состояния, состоят из конечного и одной пары боковых листочков. В конце ювенильного состояния начинается формирование каудекса.

В имматурном (*im*) (рис. 1, *г*) состоянии у особей увеличивается количество листьев от 3 до 5, несущих 1—2 пары листочков; размеры листьев достигают 20—37 мм, каудекс имеет длину 12 мм, главный корень — 70 мм. На каудексе сохраняются остатки черешков прошлых лет.

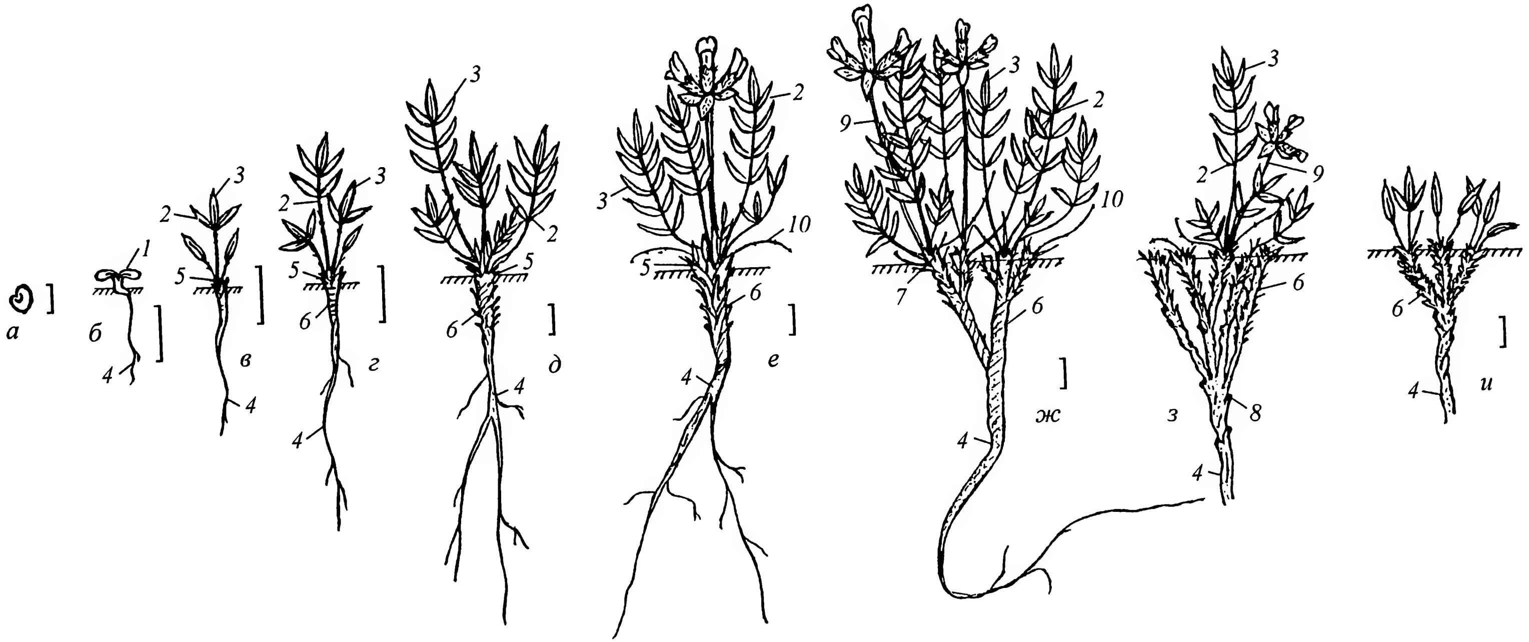

Рис. 1. Онтогенетические состояния *Oxytropis nuda*.

а — семя, *б* — проросток, *в* — ювенильная особь, *г* — имматурная особь, *д* — виргинильная особь, *е* — молодая генеративная особь, *ж* — средневозрастная генеративная особь, *з* — стареющая генеративная особь, *и* — субсенильная особь. *1* — семядольные листья, *2* — настоящие листья, *3* — листочки, *4* — главный корень, *5* — главный розеточный побег, *6* — каудекс, *7* — боковые розеточные побеги, *8* — «пеньки» от отмерших розеточных побегов, *9* — генеративный побег, *10* — рахисы опавших листьев. Часть листьев и генеративных побегов не показана, главные и боковые корни у старых генеративных и субсенильных особей показаны не полностью. Масштабные линейки: *а* — 1 мм, *б*—*и* — 1 см.

Виргинильные (*v*) растения (рис. 1, *д*) характеризуются появлением основных черт, типичных для данной жизненной формы. Каудекс увеличивается от 20 до 45 мм, несет значительное количество спящих почек и остатки черешков отмерших листьев. Размеры листьев увеличиваются от 21 до 87 мм, число листьев на главном побеге — до 3—5, количество листочков в листьях — до 3—5 пар. У особей на этом и последующих этапах развития листья чаще всего становятся голыми или имеют очень слабое опушение. Главный корень вырастает до 85 мм, близ верхушки образуется боковой, по толщине почти равный главному, отчего корень выглядит раздвоенным. Виргинильные растения по внешнему виду уже напоминают взрослые, но еще не цветут.

Генеративный период характеризуется образованием пазушных генеративных побегов. В этом периоде выделено 3 онтогенетических состояния — молодое, средневозрастное и стареющее генеративное.

У молодых генеративных (*g1*) (рис. 1, *е*) растений начинает формироваться многоглавый каудекс в результате развития боковых розеточных побегов из спящих почек: особи, как правило, имеют главный розеточный побег и 1—2 боковые розетки, но главный розеточный побег может отмирать. Каждый розеточный побег несет от 2 до 6 листьев с 2—5 парами голых или редко опушенных листочков. Длина листьев достигает 85 мм, каудекса — 50 мм, главный корень увеличивается в размерах до 130 мм, боковые корни тонкие, немногочисленные. В этом состоянии онтогенеза особи впервые зацветают, образуя по 1—4 генеративных побега.

В средневозрастном состоянии (*g2*) (рис. 1, *ж*) онтогенеза особи достигают пика своего развития: они образуют больше боковых розеточных побегов, генеративных побегов, каудекс становится многоглавым и скручивается. Число боковых розеточных побегов у хорошо развитых особей достигает 2—10, они несут по 3—6 листьев с 2—5 парами листочков; число генеративных побегов достигает 2—12. Длина листьев увеличивается от 35 до 98 мм, каудекса — от 25 до 70, главного корня — от 130 до 210 мм. У некоторых особей отмечено более интенсивное боковое ветвление корня, образуется 8—10 длинных шнуровидных боковых корней.

У стареющих генеративных растений (*g3*) (рис. 1, *з*) уменьшается число розеток до 3—9 (часть из них являются отмершими), число генеративных побегов — до 1—4, количество листьев в розетке сокращается до 2—4. Уменьшаются размеры листьев, длина которых варьирует от 22 до 57 мм; число листочков сокращается до 2—4 пар. Почти у всех особей отмечено скручивание каудексов и главного корня. У особей в этом состоянии онтогенеза процессы отмирания вегетативных розеточных побегов (как главных, так и боковых) преобладают над процессами новообразования боковых розеточных побегов и листьев в розетке.

У субсенильных (*ss*) и сенильных (*s*) растений (рис. 1, *и*) формируется по 1—3 боковых вегетативных розеточных побега с 3—4 листьями от 30 до 37 мм дл. с 1 парой или одним конечным листочком каждый. Субсенильные и сенильные растения полностью прекращают образование генеративных побегов. Резко выражены процессы отмирания побегов и корневой системы (из 3 розеточных побегов 1—2 являются отмершими). На этих стадиях онтогенеза начинается распад особи на партикулы в результате отмирания или расщепления главного корня.

Демографическая структура и состояние ценопопуляций *Oxytropis nuda*

Ценопопуляции *O. nuda* занимают небольшие площади от (3)10 до 50(70) м шир. и до 100 м дл., характеризуются низкой плотностью и контагиозным распределением особей по площади ценоза: особи располагаются разновозрастными скоплениями, между которыми отсутствуют или встречаются единично. Контагиозное распределение особей связано, по-видимому, с недалеким рассеиванием семян от производящих их особей, в связи с чем недалеко от генеративных особей располагаются группы проростков и подроста.

Средняя плотность ценопопуляций *O. nuda* в изученных ценозах варьировала от 2 до 19 особей на 1 м^2. Наиболее высокая средняя плотность ценопопуляции — 19 особей на 1 м^2 при варьировании числа особей на учетных площадках от 0 до 10 отмечена в копеечниково-остролодочниковой степи (см. опис. 7). В злаковой каменистой (опис. 1) и разнотравно-остролодочниковой (опис. 5) степях средняя плотность составляла 17 особей на 1 м^2 при варьировании числа особей от 0 до 30 и от 0 до 14 соответственно, в осоково-злаково-остролодочниковой степи с караганой (опис. 6) — 16 особей на 1 м^2 при варьировании от 0 до 10, в полынно-злаковой степи с караганой (опис. 3) средняя плотность ценопопуляции составляла 9 особей на 1 м^2 при варьировании числа особей от 0 до 10, в караганово-разнотравной каменистой (опис. 2) — 6 особей на 1 м^2 при варьировании от 0 до 8. Наиболее низкая средняя плотность — 2 особи на 1 м^2 — отмечена в разнотравной каменистой степи (опис. 4) и в разнотравно-осоковой щебнистой степи (опис. 8) при варьировании числа особей на учетных площадках от 0 до 3 и от 0 до 5 соответственно.

Онтогенетические спектры (рис. 2) изученных ценопопуляций *O. nuda* характеризуются преобладанием генеративных особей, которые составляют 50—90 % от общего числа особей. В ЦП 1 и 2 в естественных ценозах Минусинской степи Красноярского края и в ЦП 4, 6, 7 со слабым и умеренным влиянием выпаса Абаканской степи Республики Хакасия преобладают средневозрастные генеративные особи — 34—41 %, довольно значительно в них участие подроста — 8—36 %. Преобладание средневозрастных генеративных особей свидетельствует об их накоплении в ценопопуляции, что связано с высокой продолжительностью жизни особей в этом возрастном состоянии. В ЦП 3 с умеренным влиянием выпаса в Абаканской степи максимум особей приходится на молодые генеративные (27 %) со значительным участием подроста, который составляет 32 %. В ЦП 5 со слабым влиянием выпаса, расположенной в Абаканской степи, содержание молодых генеративных и средневозрастных ниже (23 и 18 % соответственно), преобладающее положение в ценопопуляции занимают стареющие генеративные особи (33 %). В ЦП 8 со слабым влиянием выпаса, находящейся в предгорьях Кузнецкого Алатау Республики Хакасия, преобладают стареющие генеративные особи — 56 %. Особи молодой части спектра, за исключением виргинильных, полностью отсутствуют. Довольно значительное участие субсенильных и сенильных особей в ЦП 3, 5 и 8 (13—19 %), в ЦП 1, 6 и 7 они представлены незначительно (1—2 %), а в ЦП 2 и 4 — отсутствуют.

Большинство изученных ценопопуляций (ЦП 1, 2, 4, 6, 7) можно охарактеризовать как нормальные, зрелые, неполночленные. ЦП 3 в полынно-злаковой степи с караганой — молодая, неполночленная (из-за отсутствия проростков). ЦП 5 в разнотравно-остролодочниковой степи — стареющая, неполночленная, но не является регрессивной, так как в ней значительно участие молодых генеративных особей и подроста. В ЦП 8 в разнотравно-осоковом ценозе, расположенной в окрестностях с. Ефремкино предгорий Кузнецкого Алатау, наблюдается тенденция к деградации. Регрессивность этой ценопопуляции наряду с нерегулярным семенным возобновлением, вероятно, связана с задернованностью почвы осоками, препятствующими прорастанию семян и приживанию проростков, и слабой конкурентной способностью проростков и ювенильных растений по сравнению с осоками. При дальнейшем сохранении такого положения существует риск исчезновения этой ценопопуляции из ценоза.

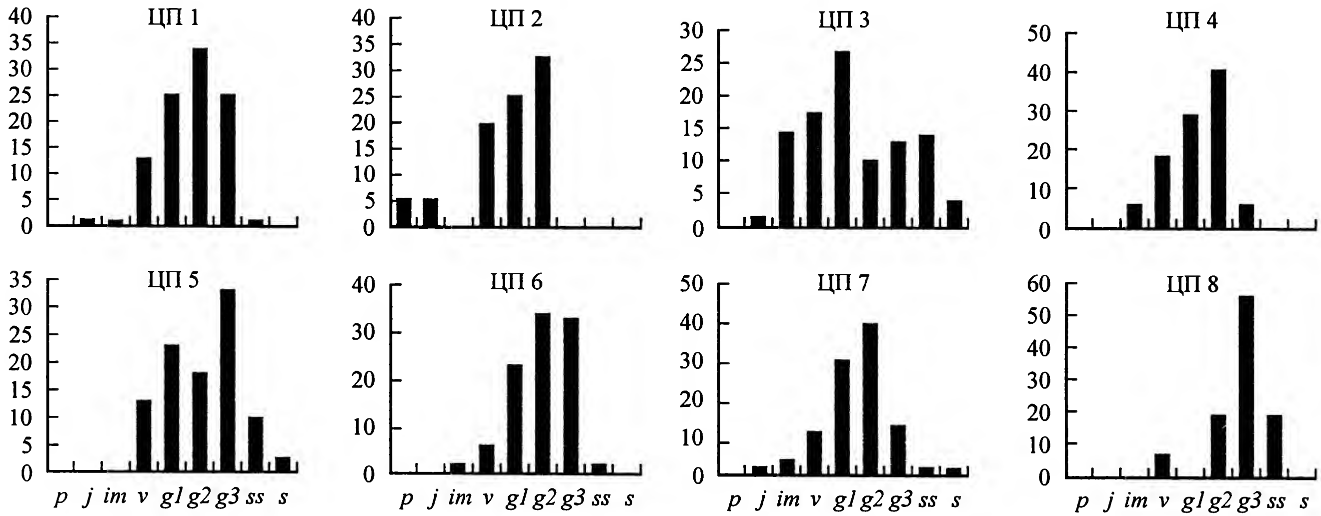

Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Oxytropis nuda*.

ЦП 1—8 — номера ценопопуляций: 1 — в злаковой каменистой степи, 2 — в караганово-разнотравной каменистой степи, 3 — в полынно-злаковой степи с караганой, 4 — в разнотравной каменистой степи, 5 — в разнотравно-остролодочниковой степи, 6 — в осоково-злаково-остролодочниковой степи с караганой, 7 — в копеечниково-остролодочниковой степи, 8 — в разнотравно-осоковой щебнистой степи. По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — участие онтогенетических групп, %. Остальные обозначения см. в тексте.

Наиболее высокой жизненностью из 8 исследованных härактризуется ценопопуляция *O. nuda* в копеечниково-остролодочниковой каменистой степи в окрестностях с. Бея, поскольку она имеет наиболее полночленный онтогенетический спектр, наибольшую плотность и мощность особей. Самой низкой жизненностью обладает ЦП 8: неполночленный спектр сочетается с низкой плотностью и невысокой мощностью особей.

Изучение современного состояния ценопопуляций *O. nuda* в Минусинской степи дает основание рекомендовать для охраны ценопопуляции на горе Седловатой (близ оз. Тагарское) и на горе Тепсей как типичные мало нарушенные местообитания этого вида. Кроме того, в целях охраны можно рекомендовать единственное местонахождение вида в Енисейско-Чулымской лесостепи (Ужурский р-н, окрестности ж.-д. ст. Учум). На территории Республики Хакасии вид охраняется только на территории заповедника «Хакасский» (участок «Озеро Иткуль»). М. Н. Диркс и Н. А. Некратова (1999) для первоочередной охраны этого вида рекомендовали местонахождения вида вблизи населенных пунктов: сел Шира, Копьево, Ефремкино, Трошкино, Чебаки и в окрестностях оз. Шира Республики Хакасия.

Заключение

Изучение современного состояния ценопопуляций *Oxytropis nuda* показало, что ценопопуляции, произрастающие в Минусинской степи Красноярского края, нормальные, зрелые, неполночленные; в Абаканской степи Республики Хакасия в основном преобладают нормальные, зрелые. Ценопопуляция, произрастающая в предгорьях Кузнецкого Алатау Республики Хакасия, находится в регрессивном состоянии. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем, так как сенильный распад особей не является эффективным вегетативным размножением и не обеспечивает самоподдержания популяций.

Умеренный выпас скота не сказывается отрицательно на существовании ценопопуляций *O. nuda*, так как понижает ее конкуренцию со злаками и приводит к образованию свободных мест, пригодных для прорастания семян и приживания проростков. Интенсивный выпас скота может отрицательно повлиять на состояние ценопопуляций *O. nuda*, поскольку при этом повреждаются и гибнут розеточные побеги, уничтожаются генеративные побеги, из-за чего значительно уменьшается образование семян, вытаптываются проростки и особи подроста, слабые в конкурентном отношении по сравнению со взрослыми растениями.

Проведенные исследования дают основание рекомендовать этот вид для внесения его в Красную книгу России как нуждающийся в охране. Необходимо проводить регулярные наблюдения за состоянием ценопопуляций и снизить антропогенную нагрузку в местах обитания этого вида.

Благодарности

Авторы выражают благодарность аспиранту Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск) М. Н. Диркс за предоставление гербарных материалов по популяционной биологии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49610 и 05-05-64266).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диркс М. Н., Некратова Н. А. Видовой состав, ценотическая структура ценокомплекса и экология *Oxytropis nuda* — эндема хакасско-минусинских степей // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Тез. докл. IV Междунар. конф. Томск, 1999. С. 37.

Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов / Под ред. И. М. Красноборова, Е. С. Анкиповича, Е. С. Вишневецкого и др. Новосибирск, 2002. 264 с.

Положий А. В. Oxytropis DC. — Остролодочник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 74—151.

Положий А. В. Реликтовые элементы во флоре приенисейских степей // Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск, 2002. С. 139—145.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов Красной книги СССР. М., 1986. 33 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. М.; Л., 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7—204.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.

Редкие и исчезающие виды растений Хакасии. Новосибирск, 1999. 140 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—14.

Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск, 2002. 156 с.

Цаценкин И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 223 с.

Цаценкин И. А. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края // Уч. записки. Красноярск, 1963. Вып. 4. Т. 24. С. 140.

SUMMARY

The ecology, biomorphology, ontogeny and structure of coenopopulations of *Oxytropis nuda* Basil. were studied in the insular steppes adjacent to the Yenisei in Republic Khakasia and Krasnoyarsk Territory. *O. nuda* is a species with narrow ecological niche. 4 periods and 9 ontogenetic stages are distinguished. The coenopopulations have low projective cover degree and density of individuals (2—19 per sq. m). The self-maintenance by only seed propagation is observed in the coenopopulations. The vegetative propagation by senile particulation is of no importance for the renewal and self-maintenance of the coenopopulations.

УДК 630.161.2 : 630.811.4 : 630.174 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© В. Ф. Забуга, Г. А. Забуга

ОЦЕНКА ДЫХАТЕЛЬНЫХ ЗАТРАТ СТВОЛА И СКЕЛЕТНЫХ КОРНЕЙ *PINUS SYLVESTRIS* ПО ИХ РАДИАЛЬНОМУ ПРИРОСТУ

V. F. ZABUGA, G. A. ZABUGA. THE ESTIMATION OF RESPIRATORY EXPENSES OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) TRUNK AND SKELETAL ROOTS BY THEIR RADIAL GROWTH

Ангарская государственная техническая академия МО РФ
665835 Ангарск Иркутской обл., ул. Чайковского, 60
Тел./факс: (8-395-18) 7-18-32

Поступила 28.04.2004

По результатам многолетних исследований определены зависимости дыхания ствола сосны обыкновенной от температуры воздуха, коэффициента увлажнения и ширины годичного кольца древесины. Эти зависимости использованы для оценки суммарных и удельных дыхательных затрат ствола за вегетацию и период радиального роста в годы, когда дыхание его не определяли. Исходя из дыхательных затрат в расчете на 1 мм прироста ствола по радиусу и с учетом ширины годичного кольца прироста скелетных корней сосны, измерения дыхания которых не проводилось, сделана оценка дыхательных затрат для двух фракций этих корней. Оказалось, что они составляли 15—20 % от общего выделения CO_2 стволом сосны обыкновенной за вегетационный период.

Ключевые слова: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), дыхание, радиальный прирост, ствол, скелетные корни, затраты на дыхание.

Изучение дыхания древесных растений, тем более взрослых деревьев, и отдельных их органов проводится реже, чем травянистых (Семихатова, Николаева, 1996; Семихатова, 2000). Оценка дыхательных затрат массивных органов взрослого дерева, таких как ствол или корни, важна с одной стороны, для характеристики дыхания как фактора продуктивности (например, в виде показателя прироста углерода биомассы на единицу углерода, выделяемого в дыхании при ее формировании), с другой — для оценки вклада массивных органов деревьев в С-потоки лесных экосистем.

Имеющиеся в литературе данные не только немногочисленны, но и противоречивы, особенно по дыханию корней. Так, например, интенсивность дыхания корней, определенная разными — газометрическим и диффузионным — методами, имела близкие величины (Цельникер и др., 1993; Кудеяров и др., 1995), в то время как в рамках газометрического метода было получено многократное расхождение в оценках выделения CO_2 скелетными корнями сосны обыкновенной в сходных типах насаждений (Мамаев, 1984; Кайбияйнен и др., 1999). При этом следует отметить, что масса скелетных корней у деревьев весьма значительна. Так, у *Pinus sylvestris* L. — сосны обыкновенной II—III класса возраста на их долю в общей биомассе корней приходится от 70 (Бузыкин, Пшеничникова, 1978) до 85 % (Мамаев, 1987а).

Как известно (Эзау, 1980), и ствол, и скелетные корни покрыты латеральной меристемой, ежегодно формирующей сходные по своей организации годичные кольца прироста у этих органов. В период активизации камбия дыхание ствола увеличивается, и, чем выше камбинальная активность и дыхание, тем шире формируются годичные кольца (Забуга, Забуга, 1987; Загирова, Кузин, 1998). Между радиальными размерами и дыханием осевых органов дерева существует достаточно тесная связь (Ялынская, Софронова, 1998; Hormon et al., 2002). Эта связь, установленная для ствола дерева, по-видимому, может быть использована для оценки не только его общих дыхательных затрат, но и таких органов, как скелетные корни, измерение дыхания которых сопряжено с большими методическими и техническими трудностями. Цель работы на первом этапе исследований состояла в изучении у сосны обыкновенной сезонных изменений дыхания ствола и роста его и скелетного корня по радиусу. Затем на основе полученных данных и результатов изучения только радиального роста ствола и скелетных корней сделана попытка оценить дыхательные затраты этих органов.

Материал и методика

Экспериментальный материал был получен на опытном участке, расположенном в 80 км северо-восточнее г. Иркутска. Опытный участок находится на территории Усть-Ордынского Бурятского автономного округа. В физико-географическом отношении он является частью Предбайкальской впадины. По геоботаническому районированию территория участка относится к Ольхонско-Приангарскому сосново-лесостепному округу. По сравнению с другими лесостепными районами Предбайкалье характеризуют значительная облесенность и недостаточное увлажнение, а леса представлены бóльшим числом видов древесных растений.

Климат района наблюдений резко континентальный и характеризуется большими суточными и сезонными колебаниями метеорологических показателей. Отличительная особенность района — незначительное количество осадков (271 мм за год) и низкая относительная влажность воздуха (до 6—8 % в период с апреля по июнь). Коэффициент увлажнения ($К_{\text{увл.}}$), рассчитанный по формуле Н. Н. Иванова, частично измененной Н. С. Брекеном применительно к Иркутской обл., равен 0.6—0.8, что свидетельствует о недостаточном увлажнении района исследований (Атлас..., 1962). В годы наблюдений условия увлажнения в вегетационные периоды характеризовали посредством $К_{\text{увл.}}$, для расчета которого использовали результаты определения относительной влажности и температуры воздуха, а также осадков. Увлажнение в периоды вегетации классифицировали по $К_{\text{увл.}}$ на: «скудное» — < 0.6, «недостаточное» — 0.6—0.8, «умеренное» — 0.8—1.0, «достаточное» — 1.0—2.0, «избыточное» > 2.0. Коэффициенты увлажнения рассчитывали для всей вегетации ($К_{\text{увл. V—IX}}$) и ее активного периода ($К_{\text{увл. VI—VIII}}$), для которого характерна высокая энергия роста всех органов сосны. Факторы внешней среды, используемые для расчета $К_{\text{увл.}}$, измеряли по общепринятым методикам непосредственно на опытном участке, а в годы наблюдений, когда измерения факторов внешней среды не проводились, использовали данные метеостанции пос. Усть-Орда, расположенного менее чем в 20 км от участка.

Наблюдения проводили в течение 1976—2003 гг. на опытном участке, представляющем собой высокополнотный мертвопокровный сосняк II с последующим переходом его в III класс возраста, класс бонитета I. В начале исследований состав, средняя высота и диаметр были соответственно 9С1Л, 12.1 м и 18 см, а в конце эти показатели изменились и соответственно составляли — 10СЛ, 21.8 м и 24 см.

Дыхание опытных участков ствола сосны измеряли в периоды вегетаций 1976—1986 гг. с мая по сентябрь. Регистрацию дыхания осуществляли с помощью многоканальной газометрической установки, смонтированной на основе газоанализатора «Инфралит-III» с областью измерения от 0 до 0.05 % CO_2 по объему. Для определения дыхания использовали специально изготовленные камеры, каждая из которых представляла собой два армированных проволокой пластилиновых кольца, укрепленных на поверхности исследуемого участка ствóла, между которыми натягивалась полиэтиленовая пленка. Объем стволовой камеры составлял примерно 180 см^3. Скорость тока воздуха через камеру была постоянной (50 л/ч). Камеры на поверхности ствола устанавливались всегда с южной стороны, чтобы исключить возможные в течение вегетации различия в интенсивности его дыхания, обусловленные разной их экспозицией. Дыхание ствола определяли на 4—5 предварительно отобранных модельных деревьях, интенсивность дыхания которых минимально отклонялась от средней величины. Рассчитывали суммы выделения CO_2 за вегетацию (май—сентябрь) по его ежегодным сезонным кривым.

Поскольку кора ствола сосны содержала пигментный слой (70 % от всей поверхности ствола), обладающий способностью реассимилировать часть углекислоты, отдельно регистрировали выделение CO_2 с хлорофиллоносной (в середине кроны) и нехлорофиллоносной (1.3 м) его поверхности.

Радиальный рост ствола и скелетного корня исследовали методом микроскопического анализа образцов древесины. Высечки древесины вырезали из периферической части ствола на высоте 1.3 м, а скелетного корня — на расстоянии 60—80 см от комля ствола сосны с южной стороны на глубине 5—10 см. В опытах использовали 15—18 модельных деревьев. На первом этапе исследования (1976—1986 гг.) из образцов древесины ствола и корня на санном микротоме с приспособленным к нему термоохлаждающим столиком (ТОС-II) делали поперечные срезы, на которых с помощью микроскопа МБИ-3 определяли морфометрические показатели годичного прироста. В последующие годы наблюдений (1987—2003 гг.) на образцах древесины исследуемых органов после соответствующей их подготовки измеряли показатели структуры слоя прироста с использованием бинокулярной лупы. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Statistica v5.5. Оценка достоверности проводилась по критерию Стьюдента для уровня 0.05.

Результаты и их обсуждение

По результатам наблюдений за газообменом CO_2 участка ствола на высоте 1.3 м в вегетационные периоды 1976—1986 гг. были построены графики зависимости дыхания от температуры и $К_{увл.V—IX}$ (рис. 1). Как правило, по температурным зависимостям дыхания оценивают общее выделение CO_2 массивными органами древесных растений. Действие температуры в условиях лесостепного Предбайкалья часто протекает на фоне экстремального увлажнения среды в отдельные более или менее длительные периоды вегетации. Чтобы учесть эту особенность места наблюдений и ее влияние на дыхание сосны, использовали такой показатель, как коэффициент увлажнения, который кроме температуры воздуха интегрирует в себе его относительную влажность и сумму осадков. Поэтому зависимость дыхания ствола была исследована не только в связи с температурой воздуха, но и $К_{увл.}$.

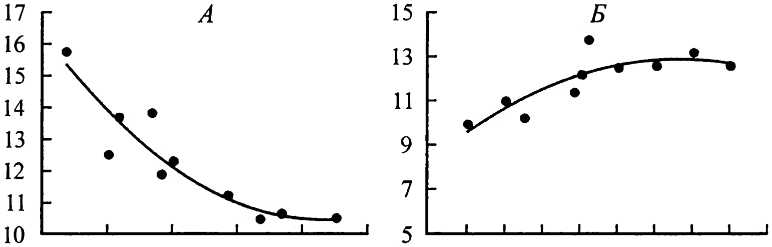

Рис. 1. Зависимость дыхания опытного участка ствола сосны за вегетацию от температуры (*А*) и коэффициента увлажнения (*Б*).

По оси абсцисс — средняя за вегетацию температура воздуха, °С (*А*) и $К_{увл. V—IX}$ (*Б*); по оси ординат — дыхание, г · CO_2/дм^2.

С увеличением средних за вегетацию (май—сентябрь) температур воздуха наблюдалось снижение интенсивности дыхания (рис. 1, *А*). Температурные кривые дыхания ствола, построенные ранее (Забуга, Забуга, 1987), имели в отличие от кривой на рис. 1, *А* противоположный характер хода. Это связано с использованием при построении температурных кривых интенсивностей процесса, рассчитанных за разные промежутки времени (часовые — в первом случае и за период вегетации — во втором).

Наиболее высокие величины суммарного выделения CO_2 поверхностью ствола за период вегетации отмечались при значениях средней вегетационной температуры менее 12.0° и $К_{\text{увл. V—IX}}$ более 0.6 (рис. 1). Полученные зависимости дыхания использовали для определения суммарного количества CO_2, выделяющегося с единицы нехлорофиллоносной поверхности ствола за вегетационный период в годы, когда непосредственной регистрации газообмена CO_2 не проводили. В эти годы рассчитывали среднюю за вегетацию температуру воздуха и коэффициент увлажнения ($К_{\text{увл. V—IX}}$), а затем по кривым на рис. 1 находили соответствующие им интенсивности дыхания. Полученные таким образом величины были использованы для общей оценки выделения CO_2 дыхания с поверхности ствола сосны (табл. 1). При этом среднемноголетнее выделение CO_2 в расчете на единицу нехлорофиллоносной поверхности ствола, определенное по зависимости дыхания от температуры воздуха и $К_{\text{увл. V—IX}}$, оказалось близким по величине, составляя соответственно 12.4 ± 0.1 и 12.2 ± 0.2 г · CO_2/дм².

При оценке дыхания ствола также учитывали, что выделение CO_2 его верхними частями, кора которых содержит пигментный слой, на свету было ниже, чем в темноте за счет реассимиляции ими части углекислоты (Забуга, Забуга, 1981). Яв-

ТАБЛИЦА 1

Выделение CO_2 стволом модельного дерева сосны обыкновенной с разным его диаметром на высоте 1.3 м в разные годы наблюдений

Диаметр ствола модельного дерева, см	Поверхность ствола, дм²		Количество CO_2, г/дм²				Общее выделение CO_2, кг	
			по зависимости от $К_{\text{увл. V—IX}}$		по температурной зависимости			
	хлорофиллоносная ($S_{\text{хл.}}$)	нехлорофиллоносная ($S_{\text{нхл.}}$)	с $S_{\text{хл.}}$	с $S_{\text{нхл.}}$	с $S_{\text{хл.}}$	с $S_{\text{нхл.}}$	по зависимости от $К_{\text{увл. V—IX}}$	по температурной зависимости
18(1976 г.)	283	121	18.3	12.5	19.4	13.3	$\frac{6.7}{6.3}$	$\frac{7.1}{6.6}$
19(1981 г.)	334	145	18.1	12.4	17.5	12.0	$\frac{7.8}{7.3}$	$\frac{7.6}{7.1}$
20(1985 г.)	410	176	18.7	12.8	21.0	14.4	$\frac{9.3}{8.7}$	$\frac{11.1}{10.4}$
21(1988 г.)	472	203	18.1	12.3	19.4	13.3	$\frac{11.0}{10.3}$	$\frac{11.9}{11.1}$
22(1993 г.)	575	247	18.0	12.3	16.9	11.6	$\frac{13.4}{12.5}$	$\frac{12.6}{11.8}$
23(1998 г.)	680	294	18.5	12.7	17.2	11.8	$\frac{16.3}{15.2}$	$\frac{15.2}{14.2}$
24(2003 г.)	780	335	18.7	12.8	16.2	11.1	$\frac{18.9}{17.6}$	$\frac{16.4}{15.3}$

Примечание. В числителе общее выделение CO_2 с поверхности ствола, рассчитанное по интенсивности дыхания с южной его стороны; в знаменателе — та же величина, уменьшенная на 6.5 %.

ление реассимиляции CO_2 хлорофиллоносной поверхностью наблюдалось не только у сосны обыкновенной в различных условиях ее местообитания (Загирова, Кузин, 1998; Ялынская, Софронова, 1998), но и у других видов хвойных (Hormon et al., 2002). Этот процесс существенно повышает их продуктивность.

Как было показано ранее (Забуга, Забуга, 1981), на свету интенсивность выделения углекислоты снижалась за счет реассимиляции части выделяемого CO_2 дыхания ствола. Исходя из этого, величина реассимиляции CO_2 хлорофиллоносной поверхностью ствола сосны рассчитывалась по следующей формуле:

$$F = \frac{R_{\text{в.}}^{\text{т. д.}} \cdot S_{\text{хл.}} - R_{\text{в.}}^{\text{св.}} \cdot S_{\text{хл.}}}{R_{\text{в.}}^{\text{св.}} \cdot S_{\text{хл.}} + R_{\text{н.}} \cdot S_{\text{нхл.}}}, \qquad (1)$$

где F — реассимиляция CO_2 (в среднем 25 % за вегетацию); $R_{\text{в.}}^{\text{т. д.}}$, $R_{\text{в.}}^{\text{св.}}$ — интенсивность дыхания верхнего участка ствола в темноте и на свету; $S_{\text{хл.}}$, $S_{\text{нхл.}}$ — площадь хлорофиллоносной и нехлорофиллоносной поверхности ствола; $R_{\text{н.}}$ — интенсивность дыхания нижнего участка ствола; $S_{\text{нхл.}}/S_{\text{хл.}}$ — отношение поверхностей, составляющее 0.43 ± 0.03.

При этом между интенсивностью дыхания нижнего и верхнего участка ствола в темноте и на свету устанавливались определенные соотношения:

$$R_{\text{в.}}^{\text{т. д.}} = \text{K}_1 \cdot R_{\text{н.}} \qquad (2)$$

и

$$R_{\text{в.}}^{\text{св.}} = \text{K}_2 \cdot R_{\text{н.}}, \qquad (3)$$

где K_1 и K_2 — коэффициенты (по результатам наблюдений тех лет, когда проводилась регистрация газообмена CO_2, $\text{K}_1 = 1.60$, а $\text{K}_2 = 1.46$). Другие обозначения даны в подписи к формуле (1). В итоге по формуле (3) рассчитали выделение CO_2 с единицы хлорофиллоносной поверхности ствола за вегетацию.

В табл. 1 показано количество выделившегося CO_2 с поверхности ствола сосны в те годы наблюдений, когда по мере роста и развития древостоя его диаметр на высоте 1.3 м увеличивался и характеризовался следующими целыми числовыми значениями: 18 (1976 г.), 19 (1981 г.), 20 (1985 г.), 21 (1988 г.), 22 (1993 г.), 23 (1998 г.) и 24 см (2003 г.). Таким образом, количество CO_2, выделяемое стволом сосны, на протяжении всех лет исследований изменялось при расчете по зависимости дыхания от $\text{K}_{\text{увл. V—IX}}$ в пределах 6.7—18.9, а от температуры — от 7.1 до 16.4 кг. Поскольку за годы наблюдений прирост ствола по радиусу с южной стороны был примерно на 13 % больше, чем с северной, поэтому величины выделения CO_2 стволом оказались завышенными. Они были уменьшены на 6.5 %, или величины от 0.4 до 1.2 кг CO_2.

Из табл. 1 также следует, что изменения количества выделяемого CO_2 были обусловлены главным образом нарастанием стволовой поверхности сосны. При этом изменение хлорофиллоносной поверхности ствола сосны в годы наблюдений, описываемое уравнением $y = 19.519x + 227.37$ ($R^2 = 0.99$), судя по углу наклона, происходило более, а нехлорофиллоносной — с уравнением $y = 8.393x + 97.802$ ($R^2 = 0.99$) — менее значительными темпами.

В отличие от поверхности ствола, которая год от года увеличивалась, несмотря на резкие различия погодных условий, интенсивность дыхания единицы хлорофиллоносной и нехлорофиллоносной поверхности, рассчитанная по его температурной зависимости, колебалась более существенно, чем та, которая была найдена по зависимости от коэффициента увлажнения. Наиболее заметные снижения интенсивностей дыхания обусловливались влиянием на жизнедеятельность сосны засушливых периодов вегетации, которые, как правило, сочетались с высокими температурами воздуха. У других видов хвойных (пихта Дугласа) также наблюдалось уменьшение средних характеристик дыхания ствола при засухе (Anekonda, Adams, 2000) и отмечалось, например, повышение метаболического теплообразования (μ_q) при снижении продуцирования CO_2.

Для оценки дыхательных затрат ствола за период, когда происходило образование трахеид — структурных элементов его биомассы (июнь—август), построили зависимость выделения CO_2 от ширины годичного кольца (ШГК). При этом использовали результаты прямых измерений дыхания участка ствола на высоте 1.3 м в период его радиального роста в 1976—1986 гг. (рис. 2). Затем графически определили общее выделение CO_2 с дм^2 за период роста ствола по радиусу при разных значениях ШГК в годы, когда непосредственной регистрации газообмена CO_2 не проводилось.

Как видим из рис. 2, интенсивность дыхания опытного участка ствола на высоте 1.3 м увеличивалась по мере увеличения ШГК. Следует отметить, что эти величины тесно коррелировали между собой ($r = 0.90$, $p = 0.0057$). По зависимости дыхания от ШГК рассчитали выделение CO_2 стволом за период его радиального роста, используя при этом формулы (1)—(3) и площадь хлорофиллоносной и нехлорофиллоносной его поверхности. Полученные величины выразили в килограммах углерода. Ежегодный прирост биомассы ствола также пересчитали на углерод, используя для этого коэффициент 0.5 (Исаев, 1994). Как видим (рис. 3), ежегодные изменения количества С, выделенного со стволовой поверхности в виде CO_2 и отложенного в биомассе ствола, носили сложный характер. Количество углерода, которое выделялось ежегодно стволом при дыхании, колебалось в пределах 1.1—3.4, а в виде прироста древесины депонировалось 0.9—3.7 кг углерода. Оказалось, что количество С, выделяемое при дыхании за период радиального роста, было меньше, чем его количество в приросшей за этот же период биомассе ствола (примерно 75 % ежегодных значений). При этом на единицу углерода, выделенного стволом в дыхании, приходилось в среднем 1.17 ± 0.07 г углерода стволовой биомассы. Если из рассмотрения исключить годы с экстремальными условиями среды, то средняя величина эффективности дыхания увеличивалась до 1.29 ± 0.02. К примеру, для 20-летних деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Швеции (Linder, Troeng, 1981), были получены величины, которые составляли 1.43 г С/г С.

Как было показано ранее (Забуга, Забуга, 1987), в период радиального роста ствола сосны обыкновенной интенсивность дыхания и дыхательные затраты в целом были выше, чем до начала и после окончания его роста. Более того, верхние участки ствола сосны, отличающиеся большей скоростью радиального прироста, имели и более высокое дыхание по сравнению с нижними участками. Это согласуется с положением о том, что «скорость роста растений тянет за собой интенсивность дыхания» (Семихатова, 2000 : 25). Как показали наши исследо-

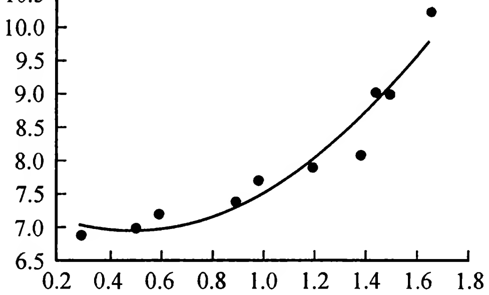

Рис. 2. Зависимость дыхания опытного участка ствола сосны за период активной вегетации от ширины годичного кольца древесины (ШГК).

По оси абсцисс — средняя за период активной вегетации ШГК, мм; по оси ординат — дыхание, г · CO_2/(дм^2 · ч).

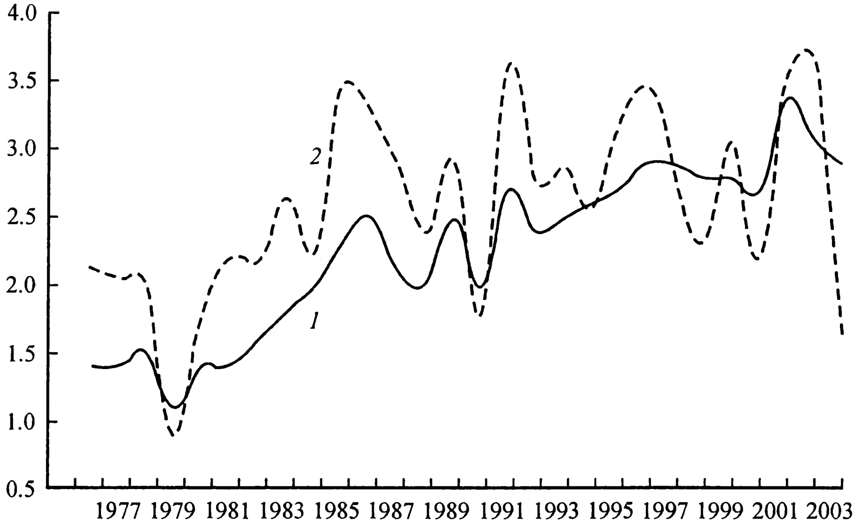

Рис. 3. Ежегодные изменения количества углерода: дыхания (*1*) и прироста древесины ствола (*2*), кг · С.

вания (Забуга, Забуга, 1987), у верхнего и нижнего опытных участков ствола отношения размеров прироста годичных колец и интенсивностей их дыхания были очень близкими по величине. Это послужило достаточным основанием считать, что у сходных по своему строению исследуемых органов отношение интенсивностей их дыхания было примерно таким же, как отношение приростов по радиусу ствола на высоте 1.3 м и скелетного корня на расстоянии 0.6—0.8 м от комля. По-видимому, удельные затраты дыхания ствола и скелетного корня, т. е. количество CO_2 дыхания, приходящееся на 1 мм радиального прироста, должны быть примерно одинаковыми.

Удельные дыхательные затраты (УДЗ) рассчитывали, используя формулу

$$\text{УДЗ} = \frac{\sum_{i=1}^{n} R_i}{\Delta g_r}, \tag{4}$$

где R_i — суточная интенсивность дыхания (мг CO_2/дм^2); n — число суток в периоде радиального роста; Δg_r — ежегодный радиальный прирост ствола (ШГК), мм.

Далее определяли интенсивность дыхания скелетного корня ($\text{ИД}_{\text{СК}}$) по формуле

$$\text{ИД}_{\text{СК}} = \text{k} \cdot \text{УДЗ} \cdot \Delta g_r, \tag{5}$$

где k — коэффициент; Δg_r — ежегодный радиальный прирост скелетного корня (ШГК), мм.

В табл. 2 представлены величины показателей, используемые для расчета, а также полученные в результате этого расчета интенсивности дыхания скелетных корней сосны. Сначала по формулам (4) и (5) и показателям 1—3 нашли величину интенсивности выделения CO_2 с дм^2 поверхности скелетного корня при температуре дыхания нижнего участка ствола. Затем величины дыхания скелетных корней

ТАБЛИЦА 2

Расчетные интенсивности дыхания скелетных корней модельных деревьев сосны обыкновенной с разным диаметром ствола на высоте 1.3 м

№ показателя	Показатели		Диаметр ствола, см						
			18	19	20	21	22	23	24
1	Ширина годичного кольца ствола, мм		1.70 ± 0.13	1.23 ± 0.09	1.90 ± 0.13	1.28 ± 0.1	1.31 ± 0.07	1.19 ± 0.09	0.41 ± 0.1
2	Ширина годичного кольца скелетного корня, мм		0.50 ± 0.03	0.40 ± 0.02	0.41 ± 0.03	0.46 ± 0.02	0.40 ± 0.02	0.36 ± 0.01	0.24 ± 0.05
3	Дыхание нижнего участка ствола, мг $CO_2 \cdot дм^2 \cdot ч^{-1}$	$K_{увл.}$	3.4	3.4	3.5	3.4	3.3	3.5	3.5
		t, °C	3.6	3.3	3.9	3.6	3.2	3.2	3.0
4	Дыхание скелетных корней при температуре дыхания ствола, мг $CO_2 \cdot дм^2 \cdot ч^{-1}$	$K_{увл.}$	1.0	1.1	0.8	1.2	1.0	1.1	2.0
		t, °C	1.1	1.1	0.9	1.3	1.0	1.0	1.8
5	Дыхание скелетных корней при температуре почвы, мг $CO_2 \cdot дм^2 \cdot ч^{-1}$	$K_{увл.}$	$\frac{1.2}{0.9}$	$\frac{1.3}{0.9}$	$\frac{0.9}{0.6}$	$\frac{1.4}{1.0}$	$\frac{1.2}{0.9}$	$\frac{1.2}{0.9}$	$\frac{2.4}{1.7}$
		t, °C	$\frac{1.3}{0.9}$	$\frac{1.2}{0.9}$	$\frac{1.0}{0.7}$	$\frac{1.5}{1.1}$	$\frac{1.1}{0.8}$	$\frac{1.1}{0.8}$	$\frac{2.1}{1.5}$

Примечание. Даны средние арифметические величины с ошибками (± m); в числителе интенсивность дыхания тонких, а в знаменателе — толстых скелетных корней; диапазон изменения среднесуточных температур воздуха за период вегетации — 12.0—15.3 и почвы на глубине 20 и 40 см соответственно — 7.8—12.4 и 6.8—10.7 °C.

(табл. 2, показатель 4) были скорректированы с учетом температуры почвенного горизонта, в котором располагалась основная их масса. Для фракции тонких скелетных корней (диаметр менее 4 см) учитывали температуру почвы на глубине 20—40, а для фракции толстых скелетных корней (диаметр более 4 см) — на глубине 10—20 см. Температурные различия и их влияние на дыхание скелетных корней учитывали с помощью правила Вант-Гоффа. При этом использовали температурный коэффициент дыхания ствола, средняя величина которого за вегетацию составляла 1.5. Поскольку ширина годичных колец была больше у тонких, чем у толстых скелетных корней (в среднем в 1.5 раза), при оценке выделения CO_2 тонкими скелетными корнями их интенсивность была соответственно увеличена (в среднем в 1.5 раза).

В итоге рассчитанные скорости дыхания скелетных корней (табл. 2, показатель 5) сопоставили с известными в литературе их величинами, определенными экспериментально. Так, по данным В. В. Мамаева (Мамаев, 1987а, б), у сосны среднесуточная интенсивность дыхания скелетного корня диаметром 5 см составляла 1.5 мг CO_2/(дм$^2 \cdot$ ч). Как видим, интенсивности дыхания скелетных корней, полученные нами и определенные Мамаевым, оказались величинами практически одного порядка.

Далее по величине дыхания в мг CO_2/(дм$^2 \cdot$ ч) оценили суммарное выделение углекислого газа исследуемыми фракциями скелетных корней. Поскольку прямого определения общей массы корневой системы сосны нами не проводилось, общую массу корней рассчитывали по их доле от биомассы ствола (табл. 3), используя литературные данные (Бузыкин, Пшеничникова, 1978; Семечкина, 1978; Мамаев, 1987а; Цельникер и др., 1993). При этом поверхность, объем, масса ствола сосны измерялись лесоводственным методом (Захаров, 1961). Учитывая географическую близость места наших исследований к Среднему Приангарью, при расчете общей биомассы корней были использованы главным образом данные, полученные А. И. Бузыкиным и Л. С. Пшеничниковой (1978). Поэтому при расчете биомассы корней взяли следующие доли их фракций: 43.8—48.1 % (скелетные корни более 4 см в диаметре и основа корня), 38.0—41.6 % (скелетные корни менее 4 см в диаметре), оставшаяся часть биомассы корней приходилась на мочки.

ТАБЛИЦА 3

Показатели массы и площади поверхности скелетных корней
модельного дерева сосны обыкновенной

Органы	Масса осевых органов в кг при диаметре ствола на высоте 1.3 м, см						
	18	19	20	21	22	23	24
Ствол	69.5	87.5	108.6	125.8	152.9	182.1	211.2
Корни	17.1	25.6	32.4	37.7	46.2	54.7	62.5

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Фракции скелетных корней	Площадь поверхности в дм^2 при диаметре ствола на высоте 1.3, см						
	18	19	20	21	22	23	24
> 4 см и основа корня	66	102	130	151	188	224	257
< 4 см (до 2 мм)	130	200	258	304	370	436	500

Примечание. Представленные в таблице величины являются средними, ошибка которых не превышала 30 %.

Используя массу скелетных корней у модельных деревьев сосны и пересчетный коэффициент (в см^2/г$_{а.с.м.}$), нашли их поверхность. Для того чтобы определить пересчетный коэффициент, непосредственно измеряли линейные и массовые, а затем рассчитывали поверхностные и объемные показатели у образцов скелетных корней, которые брали у модельных деревьев сосны. В результате средняя величина пересчетного коэффициента для фракции толстых скелетных корней составила 0.88 ± 0.07, а для фракции тонких — 2.0 ± 0.03 см^2 /г$_{а.с.м.}$. Полученные таким образом величины поверхности фракций скелетных корней представлены в табл. 3.

По расчетной величине интенсивности дыхания толстых и тонких скелетных корней, которая была определена на основе зависимости дыхания ствола от К$_{увл.\ V—IX}$ и площади их поверхности, оценили общее выделение CO_2 скелетными корнями сосны. В зависимости от диаметра ствола эта величина при ее расчете с использованием зависимости дыхания от коэффициента увлажнения и температуры воздуха изменялась соответственно от 0.6 до 4.6 и от 0.7 до 4.0 кг CO_2. От суммарного выделения CO_2 стволом это составляло при расчете по зависимости дыхания и от К$_{увл.}$, и от температуры примерно 15, а в засушливые годы — 20 %.

Оценка выделения CO_2 скелетными корнями насаждения сосны показала, что величина потока углекислоты в начале исследований (модельное дерево сосны с диаметром 18 см) составляла 1.4 (по К$_{увл.}$) и 1.7 (по температурной зависимости), а в конце (модельное дерево с диаметром 24 см) — соответственно 8.0 и 7.0 т CO_2/га за вегетационный период. Это достаточно близко тем величинам, которые были получены Л. К. Кайбияйненом с соавт. (Кайбияйнен и др., 1999), определявшими дыхание скелетных корней в 60-летнем сосняке черничном. Вместе с тем полученное общее выделение CO_2 скелетными корнями исследуемого насаждения сосны в его 20-летнем возрасте было намного меньше выделения CO_2 всей корневой системой, которое определили для соснового древостоя аналогичного возраста G. I. Ågren et al. (1980), составляя всего 5.4 и 6.5 %. Таким образом, полученные нами расчетные оценки дыхания скелетных корней сосны фактически не противоречат выводу о том, что выделение CO_2 скелетными корнями невелико (Цельникер и др., 1993).

Заключение

Расчетный способ оценки интенсивности дыхания и суммарного выделения CO_2 с поверхности ствола и скелетных корней сосны обыкновенной опирался на предварительно исследованную зависимость изменения дыхания и радиального прироста ствола, а также прироста скелетных корней по радиусу от факторов внешней среды. Зависимость дыхания ствола от средневегетационных значений температуры и коэффициента увлажнения позволили рассчитать дыхательные затраты ствола, а наличие тесной корреляционной связи между дыханием и ростом ствола по радиусу — оценить величину удельных дыхательных затрат, связанных с образованием древесины. При этом эффективность дыхательных затрат, выраженная в г С приросшей древесины ствола на г С, выделенного в дыхании, в годы с относительно благоприятными условиями внешней среды составляла почти 1.3.

При оценке дыхательных затрат скелетных корней сосны исходили из сходства анатомического строения ствола и скелетных корней, полагая при этом, что отношение приростов ствола и скелетных корней по радиусу было примерно таким же, как и отношение интенсивностей их дыхания. Расчетные величины интенсивности дыхания и суммарного выделения с поверхности скелетных корней, полученные нами, и аналогичные величины, определенные экспериментально другими авторами для сосны, оказались вполне сопоставимыми. Следовательно, предлагаемый метод расчета интенсивности дыхания скелетных корней может быть использован для оценки общего выделения CO_2 ими без прямого определения углекислотного газообмена корней, который всегда сопряжен с их извлечением из почвы и изменением условий жизнедеятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Иркутской области. М., Иркутск, 1963. 182 с.

Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Фитомасса и особенности ее продуцирования деревьями разного ценотического положения // Продуктивность сосновых лесов. М., 1978. С. 69—89.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Содержание пигментов и ассимиляция углекислоты в коре ветвей и ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 1981. № 6. С. 24—31.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Эколого-физиологические особенности дыхания ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 1987. № 6. С. 46—53.

Загирова С. В., Кузин С. Н. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиол. раст. 1998. Т. 45. № 5. С. 778—783.

Захаров В. К. Лесная таксация. М., 1961. 360 с.

Исаев А. С. Углерод в лесных экосистемах // Природа. 1994. № 7. С. 18—21.

Кайбияйнен Л. К., Ялынская Е. Е., Софронова Г. И. Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология. 1999. № 4. С. 271—275.

Кудеяров В. Н., Хакимов Ф. И., Деева Н. Ф., Ильина А. А., Кузнецов Т. В., Тимченко А. В. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33—42.

Мамаев В. В. Дыхание древесных корней в сосняке и березняке кислично-черничном // Лесоведение. 1984. № 6. С. 53—60.

Мамаев В. В. Дыхание корней сосны в разных типах леса // Лесоведение. 1987а. № 4. С. 46—50.

Мамаев В. В. Экологическая характеристика корневых систем в высокопродуктивных насаждениях сосны и березы в подзоне Южной тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1987б. 17 с.

Семечкина М. Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск, 1978. 166 с.

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 15—32.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 450—461.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.

Ялынская Е. Е., Софронова Г. И. Взаимосвязь CO_2-газообмена ствола сосны с внешними условиями // Пробл. ботан. на рубеже 20—21 вв.: Тез. докл., представл. 2 (10)-му Съезду Рус. бот. об-ва. СПб., 1998. С. 216.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. Т. 2. С. 227—600.

Ågren G., Axelsson B., Flover-Ellis J., Linder S., Persson H., Staf H., Troeng E. Annual carbon budget for a young Scots pine // Ecol. Bull. 1980. N 32. P. 307—317.

Anekonda T. S., Adams W. T. Genetics of dark respiration and its relationship with drought hardiness in coastal Douglas-fir // Thermochim. acta. 2000. Vol. 349. N 1—2. P. 69—74.

Hormon M. E., Gartner B. L., Pruyu M. L. Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziessi* (Douglas-fir) trees // New Phytologist. 2002. Vol. 154. N 2. P. 359—372.

Linder S., Troeng E. The seasonal variation in stem and coarse respiration of 20-year old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Some aspects of the annual carbon balance of Scots pine. Uppsala, 1981. P. 1—15.

SUMMARY

The annual changes in respiratory expenses and radial growth of *Pinus sylvestris* L. were studied in an even-aged pine stand of II—III age classes during vegetation periods of 1976—1986. Also, in these and subsequent years (1987—2003) the radial growth of trunks and skeletal roots was surveyed. A high correlation ($r = 0.9$, $p = 0.0057$) between respiration and the radial growth of stem is noted. Specific respiratory expenses per 1 mm of annual ring increase are equal for stem and skeletal roots. Annual respiration expenses of skeletal roots (estimated by their ring width) were determined as amounting 15—20 % of total CO_2 evolution of stem.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.982

© C. Jeffrey,[1] W. J. J. O. de Wilde[2]

A REVIEW OF THE SUBTRIBE *THLADIANTHINAE* (*CUCURBITACEAE*)

Ч. ДЖЕФФРИ, В. ДЕ ВИЛЬДЕ.
КОНСПЕКТ ПОДТРИБЫ *THLADIANTHINAE* (*CUCURBITACEAE*)

[1] Komarov Botanical Institute RAS
197376 St. Petersburg, Prof. Popov St., 2
[2] National Herbarium of the Netherlands
University of Leiden Branch
P. O. Box 9514, 2300 RA Leiden
Received 22.11.2005

A conspectus of the genera of the subtribe *Thladianthinae* of the family *Cucurbitaceae* is presented, with indication for each of synonymy, typification, species composition and geographical distribution. A key to the genera is provided. Seven genera are recognized, one of which, *Sinobaijiania* C. Jeffrey et W. J. de Wilde, is described as new. Some questions of morphology and character-state polarization are briefly discussed.

Key words: *Cucurbitaceae*, *Thladianthinae*, genera, systematics.

The *Thladianthinae* Pax (1889), unranked, is treated by C. Jeffrey (1990, 2005), following established custom, as the subtribe *Thladianthinae* Pax (1889), one of the two subtribes of the tribe *Joliffieae* Schrad. (1838), a basal and probably paraphyletic group (Renner et al., 2002, Kocyan et al., 2004, MS) within the subfamily *Cucurbitoideae* Kostel. (1833). The subtribe is native to the tropics and subtropics of the Old World (south and tropical Africa, south, south-east and eastern Asia, Malesia and tropical Australia) and has till recently been considered to consist of six genera — *Baijiania* A. M. Lu & J. Q. Li in J. Q. Li (1993), *Indofevillea* Chatterjee (1946), *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu & J. Q. Li in J. Q. Li (1993), *Momordica* L. (1753), *Siraitia* Merr. (1934) and *Thladiantha* Bunge (1833). However, during studies carried out in connexion with the preparation of an account of the *Cucurbitaceae* for «Flora Malesiana» (De Wilde, Duyfjes, 2003), it became apparent that *Baijiania* as circumscribed by its authors was heterogenous and that the Chinese species represented a distinct genus, here described as *Sinobaijiania* C. Jeffrey & W. J. de Wilde.

Subtribal morphology

Morphologically the subtribe *Thladianthinae* is rather weakly defined; its members are mostly medium-sized, usually dioecious perennial or rarely annual climbers, the staminate flowers are somewhat zygomorphic, especially in the androecium, the petals are with or without basal ventral scales and the stamens 3 or 5 (then often with 4 in two pairs and 1 solitary). It is the only subtribe of the subfamily *Cucurbitoideae* Kostel. in which some of the genera (*Baijiania*, *Indofevillea*, *Sinobaijiania*, *Siraitia*, *Microlagenaria*) have the apically 2-branched tendrils spiralling both above and below the branching point, a condition otherwise found only in all members of the subfamily *Nhandiroboideae* Kostel. (syn. *Zanonioideae* C. Jeffrey). However, in all genera the styles are united into a single central column as in all other *Cucurbitoideae*, in contrast to the free (2 or 3) styles found throughout the *Nhandiroboideae*. The basal ventral petal scales found in the genera *Sinobaijiania*, *Siraitia*, *Microlagenaria*, *Thladiantha* and *Momordica* are unique in the *Cucurbitaceae* and in the species so far studied (Vogel, 1990) are associated with a pollination syndrome in which oil is secreted as a pollinator attractant. All members of the subtribe studied (Marticorena, 1963; Алешина, 1971; Zhang, Lu, 1989) have more or less isodiametric, reticulate pollen grains of a cucurbitoid type and none possess the small, usually striate and prolate grains characteristic of the *Nhandiroboideae*. According to Zhang & Lu, the pollen grains are tricolporate in *Baijiania*, *Sinobaijiania*, *Siraitia*, *Microlagenaria* and *Momordica*, tricolpate or rarely tricolporoidate in *Indofevillea* and *Thladiantha*. In *Siraitia* and *Microlagenaria* the plants are densely covered with black verruciform glandular hairs which do not occur in the other genera of the subtribe. The anatomy of the nutritive organs of 10 species of *Thladiantha*, 2 of *Momordica* and 1 of *Sinobaijiania* is described by Li (1995).

Polarity

The polarity of some of these character-states is unclear. Obviously apomorphic are the presence of basal ventral petal scales and united styles; on the other hand, as none of the putative outgroup families (*Anisophylleaceae*, *Coriariaceae*, *Corynocarpaceae*, *Datiscaceae*, *Tetramelaceae* and *Begoniaceae*) indicated by molecular systematic studies (see, e. g., Setoguchi et al., 1999; Schwarzbach, Ricklefs, 2000; Zhang et al., 2004; MS) have tendrils, polarization of tendril type is impossible, while comparison of the zanonioid and the various cucurbitoid pollen types with the pollen types of these families is yet to be made. If the *Nhandiroboideae* and the *Cucurbitoideae* are both assumed to be monophyletic, then they can be used as functional outgroups of each other and on this assumption, the apically branching (zanonioid) tendril type would be plesiomorphic for the *Thladianthinae* and the *Cucurbitoideae* as a whole.

Systematics

The genera are very similar to one another and generic limits have been under discussion in recent years, see, e. g., Jeffrey (1962), Lu, Zhang (1984), Lu, Li in Li (1993), Chen (1995). Here we define the genera rather technically, for the sake of convenience and in the hope that the present treatment will bring stability. The generic order 1 *Baijiania*, 2 *Indofevillea*, 3 *Sinobaijiania*, 4 *Siraitia*, 5 *Microlagenaria*, 6 *Thladiantha*, 7 *Momordica* is consistent with the above polarity considerations and is adopted here.

KEY TO THE GENERA OF SUBTRIBE *THLADIANTHINAE*

1. Tendrils distally 2-branched, spiralling both above and below the point of branching, rarely simple but then spiralling almost throughout their length 2
+ Tendrils medianly or proximally 2-branched, spiralling only above the point of branching, or simple and then spiralling only in upper part 6
2. Basal ventral petal scales absent 3
+ Basal ventral petal scales present on at least two petals, obvious at least in staminate flowers 4
3. Staminate receptacle deep, longer than wide; basal gland conspicuous, 3-parted; hairs of leaves and stems not glandular; anthers curved, not hairy; seeds medium-sized, ovoid, smooth (Borneo) . . . 1. *Baijiania*
+ Staminate receptacle shallow, broader than long, without basal gland; hairs of stems glandular; anthers curved, hairy, filaments very short; seeds large, ovoid, smooth (China-Xizang, India-Assam) . . . . 2. *Indofevillea*

4. Hairs of leaves and stems not glandular; anther-thecae curved; wall of receptacle-tube thickened in basal part; basal ventral petal scales 5 (China, Thailand) . . . . 3. *Sinobaijiania*
+ Hairs of leaves and stem glandular 5
5. Anther-thecae sigmoid; seeds with broad radiately-striate wing-like margin; staminate receptacle shallow; fruit pulp sweet (SE Asia, widespread) . . . . 4. *Siraitia*
+ Anther-thecae straight or merely curved; seeds without wing-like margins; staminate receptacle-tube shallow; fruit pulp taste unknown (Africa) . . . . 5. *Microlagenaria*
6. Stamens 5 rarely 3; anther-thecae curved (sigmoid) (E & SE Asia) . . . . 6. *Thladiantha*
+ Stamens 3 or 2; anther-thecae strongly folded or sometimes sigmoid (Africa, Asia) . . . . . 7. *Momordica*

1. *Baijiania* A. M. Lu & J. Q. Li

1993, Acta Phytotax. Sin. 31 : 50 pro parte, quoad typum et plantas borneenses solum; De Wilde & Duyfjes, 2003, Blumea 48 : 279—284. Typus: *Baijiania borneensis* (Merr.) A. M. Lu & J. Q. Li — *Thladiantha* Bunge subg. *Microlagenaria* C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15 : 363 pro parte, excl. typo — *Siraitia* Merr. subg. *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4 : 30 pro parte, quoad plantas borneenses solum, excl. typo.

Herbaceous climbers, probably with tuberous rhizomes, leaves and stems without glandular hairs. Tendrils distally 2-branched, spiralling both below and above point of branching. Leaf-blades ovate, cordate, unlobed. Flowers dioecious. Staminate flowers in sometimes more of less branched racemes; receptacle-tube about as long as wide or somewhat longer than wide, disc at base of receptacle-tube conspicuous, tripartite; sepals linear to narrowly triangular; petals longer than sepals, without basal ventral scales, creamy or greenish-white; stamens 5, inserted below the rim of the receptacle-tube, all solitary or in two pairs with one solitary; filaments short, those of paired stamens connate at base; thecae somewhat curved, glabrous. Pistillate flowers in few-flowered racemes, similar to staminate; staminodes present. Fruits of medium size (c. 4 cm diam.), globose, shortly hairy; pulp not sweet. Seeds of medium size, more or less ovoid, somewhat compressed, smooth, not margined.

Material of a species from Borneo described as *Thladiantha borneensis* Merr. (1929) and later referred to the genus *Baijiania* A. M. Lu & J. Q. Li (Li, 1993) along with other plants from China has proved to be generically distinct from the Chinese material (De Wilde, Duyfjes, 2003). Since, however, the type species of the generic name *Baijiania* is *Baijiania borneensis* (Merr.) A. M. Lu & J. Q. Li, the name *Baijiania* must be retained for the Bornean plants and the Chinese material that has been referred to *Baijiania* needs a new name. In this article the new generic name *Sinobaijiania* C. Jeffrey & W. J. de Wilde is proposed for this taxon.

Malesia (Borneo); monotypic; revised by de Wilde & Duyfjes (2003).

B. borneensis (Merr.) A. M. Lu & J. Q. Li
    var. *borneensis* (Sabah, SE Kalimantan)
    var. *paludicola* Duyfjes (Sabah)

2. *Indofevillea* Chatterjee

1946, Nature 158 : 345; id., 1948, Kew Bull. 1947 : 119 cum ic.; Chakrav., 1959, Rec. Bot. Surv. India 17, 1 : 129; id., 1982, Fasc. Fl. India II *Cucurbitac.* : 62—63; A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1986, in A. M. Lu & S. K. Chen (eds), Fl. Reipub. Pop. Sin. 73, 1 : 131. Typus: *Indofevillea khasiana* Chatterjee.

Woody climbers, with rhizomes (?); leaves without glandular hairs. Tendrils distally 2-branched, spiralling both below and above point of branching. Leaf-blades ovate, cordate, unlobed. Flowers dioecious. Staminate flowers in paniculiform cymose inflorescences; receptacle-tube shallow, without basal disc; sepals ovate-lanceolate, longer then petals; petals ovate-lanceolate, without basal ventral scales; stamens 5, inserted near the rim of the receptacle-tube, all solitary or in two pairs with one solitary, filaments very short, free; anthers hairy, thecae horizontal, arcuate. Pistillate flowers in pedunculate clusters, details unknown. Fruits in clusters of 3—6 on a long peduncle, large (c. 30 cm long), oblong, pulp taste unknown. Seeds many, large, 3.5—4 cm long, ovoid, compressed, smooth, faintly marginate.

S China, NW India; monotypic; no revision published.

I. khasiana Chatterjee (China : S Xizang; India: Assam).

3. Sinobaijiania C. Jeffrey et W. J. de Wilde gen. nov.

Genus *Baijianiae* A. M. Lu & J. Q. Li primo adspectu simile, a quo petalis basi squama ventrale oblonga incurvata instructis, forma antherarum et tubo receptaculi breviore basi disco tripartito non munito differt. Typus: *Baijiania yunnanensis* (A. M. Lu et Zhi Y. Zhang) A. M. Lu et J. Q. Li — *Siraitia* Merr. subg. *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu et Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4 : 30 pro parte, quoad plantas asiaticas solum, excl. typo — *Siraitia* sensu H.-Y. Liu, 1993, in T. C. Huang (ed.), Fl. Taiwan, ed. 2, 3 : 865, quoad plantas formosanas, excl. typo — *Baijiania* sensu A. M. Lu et J. Q. Li, 1993, Acta Phytotax. Sin. 31 : 50—52 pro parte, quoad descr. et species sinenses et siamenses, excl. typo, non *Baijiania* A. M. Lu et J. Q. Li sensu stricto.

Herbaceous climbers with conspicuous sphaeroidal tuber, leaves and stems without glandular hairs, more or less setose to glabrescent. Tendrils distally 2-branched, spiralling both below and above point of branching, or simple. Leaf-blades ovate to oblong, cordate, unlobed to shallowly 3—5-lobed. Flowers dioecious. Staminate flowers few (5—8) in simple or branched racemes; receptacle-tube shallow, cupuliform, without obvious basal disc, although wall of receptacle-tube thickened basally; sepals ovate to lanceolate, shorter than petals; petals long-ovate to oblong, with incurved basal ventral scales, yellow; stamens 5, inserted near rim of receptacle-tube, all solitary or in two pairs with one solitary; thecae erect, curved. Pistillate flowers solitary or 2—3, pedunculate, similar to staminate. Fruits of medium size (2.5—6.5 cm long), oblong to globose, smooth; pulp not sweet. Seeds numerous, ovoid, apex obtuse or truncate, smooth, not margined. n = 16.

China, Thailand, three (?) species; no revision published. The Chinese species are treated under *Baijiania* by Lu & Zhang (1993). On account of the scant material available for study, the number of species, their delimitation and distributions are uncertain. It is still uncertain to which species the Thai representatives should be referred.

Sinobaijiania yunnanensis (A. M. Lu & Zhi Y. Zhang) C. Jeffrey & W. J. de Wilde comb. nov. — *Thladiantha sessilifolia* Hand.-Mazz. var. *longipes* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1981, Bull. Bot. Res. 2, 1—2 : 77 — *Siraitia borneensis* var. *yunnanensis* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4, 1 : 31. Typus: China, Yunnan, S. G. Wu 307 (KUN) — *Siraitia borneensis* (Merr.) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang var. *lobophylla* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4, 1 : 31 — *Baijiania yunnanensis* (A. M. Lu & Zhi Y. Zhang) A. M. Lu & J. Q. Li, 1993, Acta Phytotax. Sin. 31, 1 : 51. (China: S & SW Yunnan; Thailand?).

Sinobaijiania decipiens C. Jeffrey & W. J. de Wilde sp. nov.

Primo adspectu *Baijiania borneensi* (Merr.) A. M. Lu et J. Q. Li similis, a qua characteribus generis differt, a *S. yunnanensi* (A. M. Lu et Zhi Y. Zhang) C. Jeffrey et

W. J. de Wilde foliis margine integris vel subintegris vix lobatis, filamentis brevioribus c. 1 mm longis, antheris brevioribus c. 3 mm longis et seminibus maioribus, c. 8 mm longis, 7 mm latis et 3 mm crassis apice rotundatis differt. Typus: China, Hainan, S. K. Lau 27136 (PE, holo.!, KUN, iso.) — *Siraitia borneensis* (Merr.) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4 : 31, t. 2, fig. 1—6 pro parte, quoad descr. et ic., excl. typo. (China: Xizang, Yunnan, Guangdong, incl. Hainan; Thailand).

Sinobaijiania taiwaniana (Hayata) C. Jeffrey & W. J. de Wilde comb. nov. — *Thladiantha taiwaniana* Hayata, 1911, J. Coll. Sc. Univ. Tokyo 30, 1 : 119; id., 1912, Ic. Pl. Formos. 2 : 36; J. Y. Hsiao, 1977, in H. L. Li, Fl. Taiwan 3 : 812. Typus: China, Taiwan, Kitisho, Nakahara 340 (TI, holo) — *Siraitia taiwaniana* (Hayata) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4, 1 : 31; A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1986, in A. M. Lu & S. K. Chen (eds), Fl. Reipub. Pop. Sin. 73, 1 : 167 — *Baijiania taiwaniana* (Hayata) A. M. Lu & J. Q. Li, 1993, Acta Phytotax. Sin. 31, 1 : 52. (China: Taiwan).

4. *Siraitia* Merr.

1934, Pap. Michigan Acad. Sc. 19 : 200; C. Jeffrey, 1980, Cucurb. Eastern Asia : 25; A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4, 1 : 29 pro parte, quoad subg. *Siraitia*; C. K. Chen, 1995, in C. Y. Wu, C. Chen & S. K. Chen (eds), Fl. Yunnan. 6 : 311—314. Typus: *Siraitia silomaradjae* Merr. — *Neoluffa* Chakrav., 1952, J. Bombay Nat. Hist. Soc. 50, 3 : 895; id., 1959, Rec. Bot. Surv. India 17 : 70; id., 1982, Fasc. Fl. India II *Cucurbitac.*: 97—98. Typus: *Neoluffa sikkimensis* Chakrav. — *Thladiantha* Bunge subg. *Microlagenaria* C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15 : 363 pro parte, excl. typo.

Herbaceous climbers with sphaeroidal tuberous rhizomes; leaves and stems with obvious glandular hairs. Tendrils distally 2-branched, spiralling both below and above point of branching. Leaf-blades unlobed. Flowers dioecious. Staminate flowers racemose or paniculate; receptacle-tube rather shallow, conspicuously coarsely anastomosing-veined externally; disc at base of receptacle-tube absent; sepals 5, triangular, alternating with minute lobelets; petals 5, longer than sepals, lanceolate or obovate-lanceolate, with incurved basal ventral scales, yellow; stamens 5, inserted on throat of receptacle-tube, in two pairs with one solitary; thecae sigmoid, glabrous. Pistillate flowers solitary or few in short raceme; staminodes 5, glandular. Fruits subglobose to cylindric, rather large (5—11 cm long); pulp sweet. Seeds numerous, subcircular, compressed, with broad radiatingly ribbed corky margin. $n = 14$.

NE India, S & C. China, Indo-China, W Indonesia; four species; revised by Lu & Li in Li (1993).

S. silomaradjae Merr. (Sumatra).

S. sikkimensis (Chakrav.) A. M. Lu & J. Q. Li (India: Sikkim; China: Yunnan).

S. siamensis (Craib) S. Q. Zhong & D. Fang (China: Guangxi, Yunnan; Vietnam; Thailand).

S. grosvenorii (Swingle) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (China: Guizhou, Guangdong, Guangxi, Hunan, Jiangxi).

5. *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu & J. Q. Li

1993, Acta Phytotax. Sin. 31 : 52. Typus: *Microlagenaria africana* (C. Jeffrey) A. M. Lu & J. Q. Li — *Thladiantha* Bunge subgen. *Microlagenaria* C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15 : 363 pro parte, quoad typum solum, excl. sp. asiat. — *Siraitia* Merr. subgen. *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1984, Guihaia 4 : 30 pro parte, quoad typum solum — *Siraitia* Merr. subgen. *Camptoanthera* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1989, Cathaya 1 : 27 nom. illegit. superfl.

Herbaceous climbers. Leaves and stems with glandular hairs. Tendrils distally 2-branched, spiralling both below and above point of branching. Leaf-blades palmately 3—5-lobed, drying blackish. Flowers dioecious. Staminate flowers numerous, racemose; receptacle-tube shallow, without apparent basal disc; sepals triangular-lanceolate; petals longer than sepals, oblong, 2 with incurved basal ventral scales, cream tinged pinkish outside; stamens 5, in two pairs with one solitary, the solitary sometimes bifid and 2-thecous; filaments rather long; thecae slightly curved, glabrous. Pistillate flowers solitary or fascicled in short few-flowered raceme, similar to staminate, three petals with small basal scales; staminodes present, 5, (? always) antheriferous. Fruits few-fasciculate, subglobose, c. 3 cm in diameter. Seeds numerous, c. 10 mm long, oblong, subcompressed, smooth, with 2 longitudinal subparallel adjacent central ridges on each face, thus resembling seeds of *Lagenaria siceraria.*

Tropical Africa; monotypic; no published revision. A floristic account under *Thladiantha* is given by Jeffrey (1967).

M. africana (C. Jeffrey) A. M. Lu & J. Q. Li (Nigeria, Tanzania).

6. *Thladiantha* Bunge

1833, Enum. Pl. Chin. Bor.: 29; C. Jeffrey, 1980, Cucurb. Eastern Asia : 27; A. M. Lu & Zhi Y. Zhang, 1981, Bull. Bot. Res. 1, 1—2 : 61—96; S. K. Chen, 1995, in C. Y. Wu, C. Chen & S. K. Chen (eds), Fl. Yunnan. 6 : 297—310; Имханицкая, 2000, Бот. журн. 85, 1 : 131—132. Typus: *Thladiantha dubia* Bunge.

Herbaceous climbers, usually with tuberous rootstock. Stems and leaves without glandular hairs. Tendrils unbranched or proximally 2-branched and spiralling only above the point of branching. Leaf-blades usually simple, cordate, unlobed or palmately lobed, rarely pedately compound and 3—9-foliolate, drying green or blackish. Flowers dioecious. Staminate flowers in simple or branched racemes or cymose, rarely solitary; receptacle-tube shallow, with semiglobose basal disc; sepals 5, linear to ovate-lanceolate or oblong; petals 5, longer than sepals, 1—3 with basal ventral scales, yellow; stamens 5, inserted on or near throat of receptacle-tube, often in 2 pairs with one solitary; filaments long; thecae short, more or less straight, erect. Pistillate flowers solitary of few-fasciculate in short racemes or panicles, similar to staminate; staminodes present. Fruits medium-sized, fleshy, indehiscent, smooth, ribbed or verrucose. Seeds numerous, ovoid or ellipsoid, finely sculptured, with or without narrow margin. n = 9.

E and SE Asia to W Malesia; 23 species; revised by Lu & Zhang (1981), whose generic subdivision is followed here, and Li (1997). On-going molecular studies (Schäfer, Renner, MS) may occasion change in the relative ranking of the infrageneric taxa.

Sect. *Fidobractea* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (1981).

Staminate flowers in racemes, bracteate, bracts flabellate with incised or irregularly triangular-dentate margins, imbricate.

T. grandisepala A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (China: Yunnan).
T. medogensis A. M. Lu & J. Q. Li (China: Xizang).
T. cordifolia (Blume) Cogn. (syn. *T. globicarpa* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang) (S and SE Asia to W Malesia).

Sect. *Thladiantha*

Staminate flowers in panicles, racemes or cymes or capitate, bracteate or ebracteate, bracts small, entire.

Subsect. *Verrucosae* A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (1981)

Ovary verrucose, base lobed or deeply intruded; fruit verrucose, pericarp transversely plicate-rugose.

T. henryi Hemsl. (China: Hubei, Sichuan, Shaanxi, Hunan).
T. longifolia Oliv. (syn. *T. verrucosa* Cogn.) (China: Hubei, Sichuan, Guizhou, Hunan).
T. pustulata (H. Lev.) A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (China: Yunnan, Sichuan, Guizhou).

Subsect. *Thladiantha*

Ovary not verrucose, fruit smooth.

T. davidii Franch. (China: Sichuan, Guizhou)
T. capitata Cogn. (China: Sichuan)
T. sessilifolia Hand.-Mazz. (China: Sichuan)
T. punctata Hayata (China: Anhui, Zhejiang, Jiangxi, Fujian, Taiwan)
T. dubia Bunge (NE China; Korea; Russia: Far East)
T. villosula Cogn. (China: Yunnan, Guizhou, Sichuan, Hubei, Shaanxi, Gansu, Henan)
T. maculata Cogn. (China: Hubei, Henan)
T. hookeri C. B. Clarke (SE Asia)
T. palmatipartita A. M. Lu & C. Jeffrey (China: Yunnan)
T. montana Cogn. (China: Yunnan)
T. dentata Cogn. (China: Hubei, Sichuan, Hunan, Guizhou)
T. oliveri Mottet (China: Gansu, Shaanxi, Hubei, Sichuan, Guizhou)
T. dimorphantha Hand.-Mazz. (China: Shanxi, Shaanxi)
T. nudiflora Forbes & Hemsl. (China: E, C. & S, Taiwan; Vietnam)
T. longisepala C. Y. Wu, A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (China: Yunnan)
T. setispina A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (China: Sichuan, Xizang)
T. lijiangensis A. M. Lu & Zhi Y. Zhang (syn. *T. cinerascens* C. Y. Wu) (Myanmar; China: Yunnan, Sichuan, Xizang).

7. *Momordica* L.

1753, Sp. Pl.: 1009; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 440. Typus: *Momordica balsamina* L. — *Dimorphochlamys* Hook. f., 1867, in Benth. & Hook. f., Gen. Pl. 1 : 827 — *Raphanocarpus* Hook. f., 1871, in Hook., Ic. Pl. 11 : 67 — *Raphanistrocarpus* (Baill.) Pax, 1889, in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. IV, 5, 36 : 25 — *Kedrostis* Medik. sect. *Gilgina* Cogn., 1916, in Engl., Pflanzenr. IV, 275, 1 : 155 — *Calpidosicyos* Harms, 1923, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 8 : 480 — *Kedrostis* Medik. subgen. *Gilgina* (Cogn.) A. Meeuse, 1962, Bothalia 8 : 25.

Climbing or prostrate usually perennial herbs with tuberous rootstock, rarely decumbent or climbing sometimes spiny shrubs or annual climbers. Stems and leaves without glandular hairs. Tendrils unbranched or proximally 2-branched and spiralling only above the point of branching. Leaf-blades simple, unlobed or palmately lobed, or pedately compound and 3—15-foliolate. Flowers dioecious, rarely monoecious. Staminate flowers solitary, umbellate or shortly racemose, or in many-flowered fascicles, the peduncle often bearing a conspicuous apical bract; receptacle-tube shallow; without obvious basal disc; sepals 5, linear-lanceolate to ovate-triangular or oblong; petals 5, usually larger than sepals, 1—3 with basal ventral scales, white, creamy-white or yellow, often with dark basal markings; stamens 3 (2 double two-thecous, 1 single one-thecous) or 2 (1 triple usually three-thecous, 1 double two-thecous), inserted variously on the receptacle-tube; thecae straight to arcuate or more often 2—3-plicate. Pistillate flowers solitary, similar to staminate, peduncular bract usually smaller than in staminate inflorescence or absent; staminodes 3, 5 or absent; ovary usually variously ornamented. Fruits small to large, subglobose to narrowly fusiform, usually fleshy, usually ornamented with spines, tubercles or longitudinal ridges, pulp not sweet but often bitter, indehiscent or often dehiscent irregularly or from apex by three valves. Seeds few to usually numerous, medium to large, terete or more often compressed, usually sculptured, margin grooved. n = 14,11.

Tropical and southern Africa, Madagascar, tropical Asia, Malesia, tropical Australia; 45 species, no modern revision published. The Asian and Malesian species have been revised by De Wilde & Duyfjes (2002), for the African species there are floristic accounts by Fernandes & Fernandes (1970), Jeffrey (1965, 1967, 1995), Jeffrey & Mann (1978), Jeffrey & Thulin (1993), Keay (1954), Keraudren (1967), Keraudren-Aymonin (1975) and Meeuse (1962). An informal grouping of the species, based solely on morphological features, is adopted here. Molecular studies in progress (Schäfer, Renner, MS) are likely to occasion change in the disposition of some species.

Calpidosicyos-group. Perennial herbs or softly woody shrubs; stems concolorous; tendrils bifid or simple; flowers dioecious or monoecious; connectives broad; fruits fleshy, subglobose to ellipsoid, beaked, echinate, tuberculate, ribbed or smooth; seeds many, rounded or oblong to very broad, usually sculptured. n = 14.

M. angustisepala Harms (Ghana to Cameroun)
M. jeffreyana Keraudren (Cameroun; Zaire)
M. henriquesii Cogn. (syn. *M. pycnantha* Harms) (Tanzania; Mozambique)
M. corymbifera Hook. f. (Zambia; Zimbabwe; Mozambique)
M. angolensis R. Fernandes (Angola)
M. welwitschii Hook. f. (Angola; Namibia)
M. repens Bremek. (Botswana, Zimbabwe; South Africa: Transvaal)
M. camerounensis Keraudren (Cameroun)
M. silvatica Jongkind (Cote d'Ivoire; Ghana)
M. denudata (Thwaites) C. B. Clarke (S India; Sri Lanka)
M. dioica Willd. (Pakistan; NW, C. & S India; Sri Lanka)
M. cochinchinensis (Lour.) Spreng. (SE Asia, Malesia, N Australia)
M. trifolia L. (syn. *M. rumphii* W. J. de Wilde) (Indonesia: W. Seram, Ambon)
M. clarkeana King (peninsular Malaysia)
M. denticulata Miq. (peninsular Malaysia; Sumatra, Borneo)
M. subangulata Blume
    subsp. *subangulata* (S China, Indochina to Java)
    subsp. *renigera* (D. Don) W. J. de Wilde (S China; N India; Bangladesh; Myanmar)
M. gilgiana Cogn. (Gabon; Cameroun; Zaire)
M. enneaphylla Cogn. (Gabon; Cameroun; Zaire)
M. friesiorum (Harms) C. Jeffrey (Cameroun; Ethiopia; E Africa; Malawi)
M. pterocarpa A. Rich. (NE, C. & E Africa)

M. anigosantha Hook. f. (E Africa; Zaire; Mozambique)
M. cardiospermoides Klotzsch (syn. *M. clematidea* Sond.) (Tanzania; S tropical Africa)
M. peteri A. Zimm. (Kenya; Tanzania)
M. trifoliolata Hook. f. (NE & E Africa; Mozambique; Madagascar)
M. rostrata A. Zimm. (Ethiopia; E Africa)
M. littorea Thulin (Somalia; Kenya)
M. dissecta Bak. (Ethiopia; Somalia).

Dimorphochlamys-group. Perennial herbs; stems concolorous; tendrils mostly bifid; flowers dioecious or monoecious; connectives narrow; fruits fleshy, globose, rounded, smooth; seeds many, oblong, sculptured. n = 14.

M. calantha Gilg (E Africa; Zaire)
M. cabrae (Cogn.) C. Jeffrey (W & C Africa)
M. obtusisepala Keraudren (Cameroun).

Gilgina-group. Softly woody shrubs; stems concolorous; tendrils simple, usually spiniform; flowers dioecious; connectives broad; fruits fleshy, ellipsoid, beaked, softly spiny-tuberculate, seeds rather few, ellipsoid, slightly rough. n = ?

M. spinosa (Gilg) Chiov. (Ethiopia; Somalia; Kenya)
M. macrosperma (Cogn.) Chiov. (Somalia; Ethiopia).

Raphanistrocarpus-group. Perennial herbs or softly woody shrubs; stems concolorous; tendrils simple; flowers monoecious; connectives broad; fruits fleshy to dry and pod-like, ellipsoid to elongate-cylindrical, beaked, ribbed or smooth; seeds usually few, sphaerical to fusiform, sculptured to smooth, sometimes rugose-appendaged. n = 11.

M. glabra A. Zimm. (Tanzania, incl. Zanzibar I.)
M. boivinii Baill. (E & S tropical Africa)
M. kirkii (Hook. f.) C. Jeffrey (S tropical Africa)
M. humilis (Cogn.) C. Jeffrey (Angola; Namibia)
M. cymbalaria Hook. f. (E & NE tropical Africa; Pakistan; India)
M. sessilifolia Cogn. (Ethiopia; Somalia; Kenya).

Foetida-group. Perennial herbs; stems flecked with green (pockets of chlorenchyma); tendrils bifid or simple; flowers dioecious; connectives broad; fruits fleshy, ovoid to cylindrical, beaked, softly spiny, ribbed or smooth; seeds many, subglobose to oblong, sculptured. n = 11.

M. leiocarpa Gilg (Kenya; Tanzania)
M. foetida Schumach. (syn. *M. cordata* Cogn.) (tropical & S Africa)
M. parvifolia Cogn. (syn. *M. multicrenulata* Cogn.) (Gabon south to Angola)
M. multiflora Hook. f. (W & C Africa).

Momordica-group sensu stricto. Annual herbs; stems concolorous; tendrils simple; flowers monoecious; connectives broad; fruits fleshy, ellipsoid, beaked, tuberculate; seeds many, oblong, sculptured. n = 11.

M. balsamina L. (syn. *M. involucrata* Cogn.) (S & tropical Africa; Arabian peninsula; tropical Asia; tropical Australia; dry neotropics by introduction)
M. charantia L. (palaeotropics, neotropics by introduction).

Acknowledgements

The authors are most grateful to Prof. Dr S. S. Renner, A. Kocyan, L.-B. Zhang, H. Schäfer, M. P. Simmons and S. Volz for kindly making available the results of molecular and other studies still in progress and to Margarita Baranova for improving the text of the Russian resume.

REFERENCES

Алешина Л. А. Палинологические данные к систематике и филогении семейства *Cucurbitaceae* // Морфология пыльцы — *Cucurbitaceae*, *Thymeleaceae*, *Cornaceae*. Л., 1971. С. 5—103.

Имханицкая Н. Н. Семейство *Cucurbitaceae* во флоре Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 128—140.

Bunge A. A. von. Enumeratio plantarum, quas in China boreali collegit Dr Al. Bunge. Anno 1831. St. Petersburg, 1833. 73 p.

Chatterjee D. A new genus of *Cucurbitaceae* // Nature. 1946. Vol. 158. P. 345.

Chen S. K. Siraitia Merr., *Thladiantha* Bunge // Flora Yunnanica / Ed. by C. Y. Wu, C. Chen, S. K. Chen. Beijing, Science Press, 1995. P. 297—311.

De Wilde W. J. J. O., Duyfjes B. E. E. The genus *Baijiania* (*Cucurbitaceae*) // Blumea. 2003. Vol. 48. P. 279—284.

De Wilde W. J. J. O., Duyfjes B. E. E. Synopsis of *Momordica* (*Cucurbitaceae*) in SE Asia and Malesia // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 132—148.

Fernandes R., Fernandes A. Momordica L. // Conspectus Florae Angolensis / Ed. by A. W. Exell, A. Fernandes, E. J. Mendes, 1970. Vol. 4. P. 261—270.

Jeffrey C. Notes on *Cucurbitaceae*, including a proposed new classification of the family // Kew Bull. 1962. Vol. 15. N 3. P. 337—371.

Jeffrey C. Key to the *Cucurbitaceae* of west tropical Africa, with a guide to the localities of rare and little-known species // J. W. African Sc. Assoc. 1965. Vol. 9. P. 79—97.

Jeffrey C. Cucurbitaceae // Flora of Tropical East Africa / Ed. by E. Milne-Redhead, R. M. Polhill. London, 1967. 156 p.

Jeffrey C. An outline classification of the *Cucurbitaceae* // Biology and utilization of the *Cucurbitaceae* / Ed. by D. M. Bates, R. W. Robinson, C. Jeffrey. New York, 1990. P. 449—463.

Jeffrey C. Momordica L. // Flora of Ethiopia and Eritrea / Ed. by S. Edwards, Mesfin T., I. Hedberg. 1995. Vol. 2. Pt 2. P. 39—45.

Jeffrey C. A new system of *Cucurbitaceae* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 332—335.

Jeffrey C., Mann V. Momordica L. // Flora Zambesiaca / Ed. by E. Launert. 1978. Vol. 4. P. 419—429.

Jeffrey C., Thulin M. Momordica L. // Flora of Somalia / Ed. by M. Thulin. 1993. Vol. 1. P. 228—233.

Keay R. W. J. Flora of West Tropical Africa / Ed. 2. 1954. Vol. 1. P. 211—213.

Keraudren M. Momordica Linné // Flore du Cameroun / Ed. by J. Raynal. 1967. Vol. 6. P. 154—185.

Keraudren-Aymonin M. Cucurbitaceae // Flore d'Afrique Centrale / Ed. by P. Bamps. 1975. P. 33—55.

Kocyan A., Zhang L.-B., Renner S. S. Towards a densely sampled phylogeny of *Cucurbitaceae* worldwide // Botany 2004 abstract. 2004. Published at http://www.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=326

Kocyan A., Zhang L.-B., Renner S. S. Phylogeny and evolution of the *Cucurbitaceae* // MS (pers. comm.).

Kosteletzky V. F. Allgemeine medizinisch-pharmazeutische Flora. Prague. 1833. Vol. 2. P. 722.

Li J. Q. A revision of the genus *Siraitia* Merr. and two new genera of *Cucurbitaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1993. Vol. 31. N 1. P. 42—55.

Li J. Q. Comparative anatomy of nutritive organs of the subtribe *Thladianthinae* (*Cucurbitaceae*) // J.Wuhan Bot. Res. 1995. Vol. 13. N 2. P. 107—112.

Li J. Q. On the systematics of *Thladiantha* (*Cucurbitaceae*) // Acta Bot. Yunnan. 1997. Vol. 19. N 2. P. 103—127.

Linnaeus C. Species Plantarum. Stockholm, Salvius, 1753. Vol. 2. P. 1008—1014.

Lu A. M., Zhang Zhi Y. A revision of genus *Thladiantha* Bunge (*Cucurbitaceae*) // Bull. Bot. Res. 1981.Vol. 1. N 1—2. P. 61—96.

Lu A. M., Zhang Zhi Y. The genus *Siraitia* Merr. in China // Guihaia. 1984. Vol. 4. P. 27—33.

Marticorena C. Material para una monografia de la morfologia del polen de *Cucurbitaceae* // Grana Palynol. 1963. Vol. 4. N 1. P. 78—91.

Meeuse A. D. J. The *Cucurbitaceae* of Southern Africa // Bothalia. 1962. Vol. 8. P. 45—52.

Merrill E. D. Plantae Elmerianae Borneenses. *Cucurbitaceae* // Univ. Calif. Publ. Bot. 1929. Vol. 15. P. 298—300.

Merrill E. D. New Sumatran Plants. I // Pap. Michigan Acad. Sc. 1934. Vol. 19. P. 199—201.

Pax F. A. In E. G. O. Muller & F. A. Pax, *Cucurbitaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Ed. by A. Engler & K. Prantl. 1889. Teil IV. Abt. 5. S. 9—39.

Renner S. S., Weerasooriya A., Olson M. E. Phylogeny of *Cucurbitaceae* inferred from multiple chloroplast loci // AIBS abstracts. 2002. Published at http://www.botany2002.org/viewer.shtml.

Schäfer H., Renner S. S. The evolution and biogeography of *Momordica* and its relatives in the *Cucurbitaceae* // MS (pers. comm.).

Schrader H. A. Reliquiae Schraderianae. III. *Cucurbitaceae* // Linnaea. 1838. Vol. 12. P. 401—423.

Schwarzbach A. E., Ricklefs R. E. Systematic affinities of *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae* and integeneric relationships within the *Rhizophoraceae*, based on chloroplast DNA, nuclear ribosomal DNA and morphology // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 4. P. 547—564.

Setoguchi Y., Kosuge K., Tobe H. Molecular phylogeny of the *Rhizophoraceae* based on rbcL gene sequences // J. Pl. Res. 1999. Vol. 112. N 1108. P. 443—455.

Vogel S. Ölblumen und ölsammelnde Bienen: dritte Folge. *Momordica*, *Thladiantha* und die *Ctenoplectridae* // Trop. Subtrop. Pflanzenwelt. 1990. Vol. 73. 186 p.

Zhang L.-B., Kocyan A., Renner S. S., Simmons M. P. Family relationships and mating system evolution in *Cucurbitales* inferred from ten loci from three genomes // Botany 2004 abstract. 2004. Published at http://www.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=628

Zhang L.-B., Kocyan A., Renner S. S., Simmons M. P. Phylogeny, mating system evolution and biogeography of the *Cucurbitales* based on ten loci fron three genomes // MS (pers. comm.).

Zhang Zhi Y., Lu A. M. Pollen morphology of the subtribe *Thladianthinae* (*Cucurbitaceae*) and its taxonomic significance // Cathaya. 1989. Vol. 1. P. 23—35.

РЕЗЮМЕ

Представлен конспект родов подтрибы *Thladianthinae* семейства *Cucurbitaceae* с указанием синонимов, типов, видового состава и географического распространения, приводится ключ для их определения. Подтриба *Thladianthinae* является базальной и, вероятно, парафилетической группой подсемейства *Cucurbitoideae* и состоит из 7 родов; один, для которого действительно обнародовано название *Sinobaijiania* C. Jeffrey et W. J. de Wilde, является новым. Кратко обсуждаются вопросы морфологии и поляризации состояний некоторых признаков.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.886 + 582.942 + 582.948.2

© Н. М. Федорончук, М. В. Шевера, Л. И. Крицкая

КОЛЛЕКЦИЯ ТИПОВ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ASCLEPIADACEAE*, *LOGANIACEAE*, *CONVOLVULACEAE*, *CUSCUTACEAE*, *BORAGINACEAE* В ГЕРБАРИИ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ ИМ. Н. Г. ХОЛОДНОГО НАНУ (KW)

N. M. FEDORONCHUK, M. V. SHEVERA, L. I. KRYTZKA.
COLLECTION OF TYPES OF THE SPECIES OF THE FAMILIES *ASCLEPIADACEAE*, *LOGANIACEAE*, *CONVOLVULACEAE*, *CUSCUTACEAE*, *BORAGINACEAE* IN THE HERBARIUM OF N. G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY, NAS OF UKRAINE (KW)

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01001, Киев-1, ул. Терещенковская, 2
Тел. (38-044)235-2038, факс (38-044)234-1064
E-mail: shevera@mail.ru

Поступила 01.06.2005

Проведена типификация и составлен список типовых образцов (голотип, изотип, лектотип, неотип, синтип) видов семейств *Asclepiadaceae* s. l., *Loganiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae*, хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW).

Ключевые слова: тип вида, голотип, лектотип, неотип, *Asclepiadaceae* s. l., *Loganiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae*, Гербарий KW.

Статья продолжает серию публикаций типов видов цветковых растений, хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW), включая персональные коллекции В. Г. Бессера, А. С. Роговича, Н. С. Турчанинова и В. М. Черняева. Приводится список типифицируемых видов семейств *Asclepiadaceae* (39), *Loganiaceae* (1), *Convolvulaceae* (3), *Cuscutaceae* (1), *Boraginaceae* (9), описанных с территории Украины и других регионов мира (Австралия, Океания, Африка, Южная Америка). Для каждого вида указываются номенклатурная цитата, категория типа, фамилия исследователя, выделившего лектотип или неотип, оригинальный текст гербарной этикетки и критические заметки (в случае необходимости); протологи приведены только для видов, описанных Н. С. Турчаниновым.

В ранее опубликованной в «Украинском ботаническом журнале» (Крицька, Федорончук, Шевера, 2000) статье лектотипы и неотипы видов были приведены без указания авторства, вследствие чего сделанная типификация не является действительной. Поэтому в данной статье мы осуществили ее в соответствии с правилами ботанической номенклатуры.

ASCLEPIADACEAE

Acrocoryne Turcz.

1. *A. carybaea* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 316.
Holotypus: «Guadeloupe, Basse terra. 1845, Funck et Schlim., N 14» (KW).
По протологу: «In planitiebus insulae Guadeloupae. Funck et Schlim. coll. N 14».

Amblioglossum Turcz.

1. *A. brevipes* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 311.
Holotypus: «Cum. coll. N 1431» (KW).
По протологу: «Cumming coll. n. 1431».

2. *A. longipes* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 311.
Holotypus: «Göring coll. Japon. Javan. N 275» (KW).
По протологу: «Göring coll. II. n. 275 (Java aut Sumatra)».

Blefarodon Decne.

1. *B. triplinerve* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 319.
Holotypus: «Lagunetta — Merida — 6000. N 928» (KW).
По протологу: «Funck et Schlim. coll. n. 928».

Cynanchum L.

1. *C. maeoticum* Kleop., 1929, Вісн. Київ. бот. саду, 9 : 70. — *Vincetoxicum maeoticum* (Kleop.) Barbar. 1950, в Визн. росл. Укр.; Вісюліна 1957, во Фл. УРСР, 8 : 278; Побед., 1978, во Фл. европ. части СССР, 3 : 54.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «Надозів'я. Маріуполь. Степовий схил до р. Кальчика (захисний участок). 30 VI 1925, Ю. Клеопов» (KW).

2. *C. schmalhausenii* Kusn., 1905, Мат. Фл. Кавк. 4, 1 : 469. — Побед., 1952, во Фл. СССР, 18 : 684, pro syn. *Vincetoxicum schmalhausenii.*
? Isotypus: «Пятигорск. Подножие Машука с западной стороны. V [18]98. Собр. Ив. Ширяев» (KW).

Dischidia R. Br.

1. *D. spironema* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 324.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «[Java, Zollinger coll.] N 2509» (KW). Syntypus: «N 3129» (KW).
По протологу: «Java Zollinger coll. n. 2509 et 3129».

Ditassa R. Br.

1. *D. divaricata* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 317.
Holotypus: «Guiana Britanica. Rob. Schomburg. coll. 1837, N 770» (KW).
По протологу: «Guiana Britannica. Rob Schomburgk coll. 1837 n. 770».

2. *D. oxyphylla* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 260.
Holotypus: «Bahia. Blanchet coll. N 3639» (KW).
По протологу: «Bahia Blanch. coll. n. 3639».

Fimbristemma Turcz.

1. *F. gonoloboides* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 320.
Holotypus: «Venezuela. Coll. Funck et Schlim. N 508» (KW).
По протологу: «Venezuella. Funck et Schlim. coll. n. 508».

Gomphocarpus R. Br.

1. *G. diploglossus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 228.
Holotypus: «C. b. Spei. Eckl. coll. N 23.13.12» (KW).
По протологу: «C. b. spei. Eckl. coll. n. 23. 13. 12».

2. *G. macroglossus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 259.
Holotypus: «Pachycarpus (Gomphocarpus) macroglossus Turcz. n. sp. grandiflora. N 34 (III). 11» (KW).
По протологу: «C. b. spei. Eckl. coll. n. 34.111.11».

3. *G. oxytropis* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 259.
Holotypus: «C. b. Spei. Coll. Eckl. et Zeyher, N 28.8.11» (KW).
По протологу: «C. b. spei. Eckl. coll. n. 28.8.11».

4. *G. undulatus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 259.
? Holotypus: «C. b. Spei. coll. Eckl. et Zeyh. N 36.20.12» (KW).
По протологу: «C. b. spei. Eckl. coll. n. 36.10.12».

Примечание. В протологе, вероятно, допущена ошибка при указании номера гербарного образца.

5. *G. verticillatus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 258.
? Holotypus: «Gomphocarpus abyssinicus Hochst. Shimperi iter Abissinicum, prope Djeledjeranne. U. i. 1844, d. 29 Aug. 1840. N 1674» (KW).
По протологу: «in Abissinia prope Djeledjeranne Schlimp. coll. n. 1644».

Примечание. В протологе, вероятно, допущена ошибка при указании номера гербарного образца.

Gonolobus Michx.

1. *G. oxyanthus* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 318.
Holotypus: «Rio Chico, Venezuela, prov. Caracas. 1843, coll. N. Funck. N 2» (KW).
По протологу: «Funck coll. n. 2».

Gymnema R. Br.

1. *G. glaucum* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 323.
Holotypus: «Singapore. Th. Lobb. coll. N 333» (KW).
По протологу: «Thomas Lobb. coll. n. 333».

Hoya R. Br.

1. *H. crassipes* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 261.
Holotypus: «[Java Coll. Zollinger] N 2581» (KW).
По протологу: «Habitat in Java. Zoll. coll. n. 2581».

2. *H. densiflora* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 261.
Holotypus: «[Java Coll. Zollinger] N 2620» (KW).
По протологу: «Cum priore Zoll. coll. n. 2620».

Lagarinthus E. Mey.

1. *L. barbatus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 257.
Holotypus: «N 24.13.12» (KW).
По протологу: «C. b. spei. Eckl. coll. n. 24.13.12».

2. *L. microdon* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 317.
Holotypus: «C. b. Spei. Zeyher coll. N 3402» (KW).
По протологу: «Zeyher coll. n. 3402».

3. *L. tenellus* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 256.
Holotypus: «Lagarinth[us] tenellus Turcz. N 20.78» (KW).
По протологу: «C. b. sp. Eckl. coll. n. 20.78».

Marsdenia R. Br.

1. *M. cubensis* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 322.
Holotypus: «Cuba, m. Liban. 4000 p. 1844, J. Linden. N 1845» (KW).
По протологу: «Linden. coll. n. 1845».

2. *M. obovata* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 321.
Holotypus: «Cuba, mt. Liban. 1844, J. Linden. N 1846» (KW).
По протологу: «Cuba, in monte Liban. Linden coll. n. 1846».

3. *M. pauciflora* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 321.
Holotypus: «Cuba. prov. de Santiago. 1844, J. Linden. N 2165» (KW).
По протологу: «Linden. coll. n. 2165 (Cuba, in littorali provinciae St. Jago)».

4. *M. stenophylla* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 260.
Holotypus: «Haiti. Jaeger [coll.] N 192» (KW).
По протологу: «Haiti. Jaeger coll. n. 192».

Metaplexis R. Br.

1. *M. rostellata* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 253.
Holotypus: «China borealis. Fortuneani. Coll. N 87.A» (KW).
По протологу: «...collectionis Fortuneani sub. n. 87.A».

Metastelma R. Br.

1. *M. angustifolium* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 315.
Holotypus: «Mexique, Miradores. Elat de Hauteur 3000 p. 1838, J. Linden. N 1353» (KW).
По протологу: «Linden., coll. n. 1353».

2. *M. cordatum* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 253.
Holotypus: «Maritiba Bahiae. Blanchet coll. N 3642» (KW).
По протологу: «Maritiba Bahiae. Blanch. coll. n. 3642».

3. *M. grandiflorum* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 314.
Holotypus: «Venezuela. Appun coll. N 147» (KW).
По протологу: «Venezuela. Appun coll. n. 147».

4. *M. rugosum* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 314.
Holotypus: «N. Grenade, prov. de Pamplona. Hauter 95000-par. de las Cruces. 1847, Funck et Schlim. N 1341» (KW).
По протологу: «Funck et Schlim. coll. n. 1341».

Rouilinia Decne.

1. *R. barbata* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 253.
Holotypus: «Bahia. Blanch. coll. N 3634» (KW).
По протологу: «Bahia. Blanch. coll. n. 3634».

Rytidoloma Turcz.

1. *R. reticulata* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 320.
Holotypus: «Oaxaca. 3000. Mexici. N 1563» (KW).
По протологу: «Adest in collectione Galeottiana ex Oaxaca sub. n. 1563».

Secamone R. Br.

1. *S. amygdalina* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 313.
Holotypus: «Goring coll. Japon. Javan. N 79» (KW).
По протологу: «Goring coll. 11 n. 79».

2. *S. macrostachia* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 252.
Holotypus: «Calauang, provincia insulae Philippinae Lagona. Cum. coll. N 514» (KW).
По протологу: «Calauang, provincia insulae Philippinae Lagona. Cum. coll. n. 514».

Stenomeria Turcz.

1. *S. pentalepis* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 313.
Holotypus: «N. Grenade, prov. de Mariquita. H. 700 hexan. 1843, coll. de J. Linden. N 970» (KW).
По протологу: «Linden. coll. n. 970».

Triplolepis Turcz.

1. *T. cumingii* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 251.
Holotypus: «Pangasanan, provincia insulae Lucon. Cum. coll. N 1025» (KW).
По протологу: «Grescit in provincia Pangasanan insulae Lucon, Cum. coll. n. 1025».

Vincetoxicum Moench

1. *V. rossicum* Kleop., 1929, Вісн. Київ. бот. саду, 9 : 67; Вісюліна, 1957, во Фл. УРСР, 8 : 280; Побед., 1978, во Фл. европ. части СССР, 3 : 54.

Neotypus (Fedoronchuk, hoc loco; Федорончук в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. neotypi): «Е[катерино]слав. Ар. Н. Войнов» (KW).

Примечание. Цитированные Ю. Д. Клеоповым образцы («...in decliviis inter frutices Ucraina orientali atque in Rossia australi (nec non media ?)») в Гербарии KW отсутствуют, вероятно, утеряны. Неотип выбран из коллекции В. М. Черняева (KW). На гербарном листе хранятся два растения: одно, процитированное выше, — с цветками, другое — «Екатеринослав. губ. Александр. уезд, Колчигин» — с плодами.

Xysmalobium R. Br.

1. *X. prunelloides* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 1 : 254.

Holotypus: «C. b. spei. Eckl. coll. N 41.13.12» (KW).

По протологу: «Habitat ad Cap bonae spei. Eckl. coll. n. 41.13.12».

LOGANIACEAE

Cynoctonum J. F. Gmel.

1. *C. microstemma* Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 25, 2 : 316.

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «Venezuella, prov. de Truxilla. Aqua de Obispo, h 9000 ped. 1843. Coll. de J. Linden. N 1429» (KW). Syntypi: «N 1467» (KW).

По протологу: «Linden. coll. n. 1429 et 1467».

CONVOLVULACEAE

Convolvulus L.

1. *C. besseri* Spreng, 1825, Syst. Veg. 1 : 610. — *C. lineatus* L., Смольникова, 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 97 pro syn.

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco; Федорончук в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. isolectotypi): «E Pod. austr.» (KW).

Примечание. В протологе вида указано: «Podolia (*C. lineatus* Besser)». В коллекции В. Г. Бессера (KW) хранятся 4 гербарных листа, на каждом из которых имеется от 2 до 4 растений. На первом листе растения собраны из южной Подолии (сборы Бессера), на двух других — из окрестностей Одессы (эксикаты А. Ланга, А. Шовица: «N 33, Herb. Ruth. Cent. 1»), на последнем — без указания места сбора. Выбранный в качестве лектотипа образец, процитированный выше, хранится на гербарном листе с тремя другими растениями, которые первоначально были определены как «*Convolvulus lineatus*» (Besser, 1822), позже (1828) были переопределены как «*Convolvulus besseri* Spr.!».

2. *C. tragacanthoides* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 201.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «In montosis lapidosis Mongolia Chinensis. 1831» (KW).

По протологу: «Invenitur in ruinis oppidi mongolici Tzagan-Balgassu».

Calystegia R. Br.

1. *C. acetoseafolia* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 73.

Holotypus: «In arvis China borealis. Legit desf. Kuznetzow» (KW).

По протологу: «In arvis China borealis».

CUSCUTACEAE

Cuscuta L.

1. *C. rogowicziana* Trautv., 1855, Mem. Biol. 2, 16/28 Mart.: 285; Вісюліна, 1957, во Фл. УРСР, 8 : 316, pro syn. *C. australis* R. Br.

Lectotypus (Shevera, hoc loco): Украина, «*Cuscuta Rogovitchiana* Trautv. Пол.[тавская] губ., около Константинограда, на солончаках, 11 августа 1854, А. Рогович» (KW).

По протологу: «Gouvernement Poltava in der Nähe von Konstantinograd auf salzigem Boden d. 11 August».

Примечание. В протологе не указан год сбора растения и коллектор.

BORAGINACEAE

Anchusa L.

1. *A. procera* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 8; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 148.

Lectotypus (Shevera, hoc loco; Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «Podolia» (KW).

Heliotropium L.

1. *H. incanescens* Andrz., 1862, Исчисл. раст. Подольск. губ., 2 : 116; М. Поп., 1953, во Фл. СССР, 19 : 145, pro syn. *H. europaeum*; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 122, pro syn. *H. dolosum*.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «*Heliotropium incanescens* nob. Jaorlik Pod. austr.» (KW).

2. *H. intermedium* Andrz., 1851, in Stev., Bull. Soc. Nat. Moscou, 24 : 563; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 120; она же, 1955, во Фл. УРСР, 8 : 340, pro syn. *H. suaveolens*.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «Ostia Hypanis circa Kistanowka, 27—29, Andrz.» (KW).

3. *H. stevenianum* Andrz., 1862, Исчисл. раст. Подольск. губ., 2 : 116; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 120; М. Поп., 1953, во Фл. СССР, 19 : 145, pro syn. *H. europaeum*.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «Nicopol» (KW).

Myosotis L.

1. *M. lithuanica* Bess. ex M. Pop., 1953 во Фл. СССР, 19 : 364, in ad not., Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 160; *M. lithuanica* Besser, in herb. — *M. palustris* Lam. var. *lithuanica* Schmalh., 1897, Фл. Ср. и Юж. Росс. 2 : 234.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «circa Poczajow» (KW).

Примечание. Вид выделен В. Г. Бессером, без описания. И. Ф. Шмальгаузен (l. c.) описал его как разновидность: *M. palustris* Lam. var. *lithuanica* Schmalh., базируясь на сборах В. Г. Бессера из Почаева, которые он в работе цитирует первыми, а также на собственных сборах из окр. Киева и сборах И. К. Пачоского из Жлобина Могилевской губ.

2. *M. nemorosa* Bess, 1809, Prim. Fl. Galic.: 142; id., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 52; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 160.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Федорончук, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): «Volhynia» (KW).

3. *M. pineticola* Klok. Et Desjat.-Shost. 1941, Уч. зап. Ін-ту бот. ХДУ, 22 : 147; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 161, pro syn. *M. ucrainica.*

Neotypus (Krytzka, hoc loco; Крицька в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. neotypi): Украина, «Харьковская обл. Мерефянское л-во. Сосновый бор. 15 VI 1966, М. И. Котов, О. П. Мринский» (KW).

Примечание. Типовой экземпляр, цитируемый авторами вида: «УССР. Окр. г. Мерефы Харьковской обл., в „Большом бору" на пониженном сыроватом месте 24 VI 1940 (fr. Fl.), М. В. Клоков, В. В. Азеев», хранившийся в Гербарии CWU (Харьков), отсутствует, вероятно, утерян. Неотип выбран из locus classicus.

4. *M. ucrainica* Czern., 1845, Bull. Soc. Nat. Moscou, 18, 3 : 133; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 161.

Lectotypus (Krytzka, Shevera, hoc loco; Крицька, Шевера в Крицька и др., 2000, sine ind. auct. lectotypi): Украина, «За Валкиным лесом. Circa Charcoviam, Junior a. 8 V 1851,... fructifer 28 05 1851, legit auctor» [ex herb. V. Czernjaewi] (KW).

Stenosolenium Turcz.

1. *S. saxatile* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13, 2 : 253.

Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «In montosis lapidosis China borealis. 1831» (KW).

Примечание. В коллекции Н. С. Турчанинова (KW) из цитированного в протологе типового материала («Crescit in rupibus Transbaicalensibus ad Selengam prope Selenginse et caet atque in China boreali») имеется только один цитированный выше образец.

Благодарности

Авторы выражают признательность Л. М. Губарь (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев) за содействие в получении протологов некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крицька Л. І., Федорончук М. М., Шевера М. В. Типіфікація видів судинних рослин, описаних з України: родини *Onograceae* Juss., *Trapaceae* Dumort., *Asclepiadaceae* Lindl., *Convolvulaceae* Juss., *Cuscutaceae* Dumort., *Boraginaceae* Juss. // Укр. бот. журн. 2000. Т. 57. № 2. С. 126—133.

SUMMARY

The list of type specimens of vascular plants of the *Asclepiadaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae*, *Loganiaceae* kept in the Herbarium KW (including personal collections of W. Besser, N. Turczaninov and A. Rogovich) is presented. The following data are provided: original nomenclatural citation, the category of the type specimen (holotype, isotype, lectotype, neotype) kept, text of the label, critical notes (if necessary).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 581.9 (571.61/.63)

© Н. С. Пробатова,[1] Э. Г. Рудыка,[1] А. В. Шатохина,[2]
В. Ю. Баркалов,[1] М. В. Крюкова,[3] Д. Ю. Цыренова[4]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ И ПРИАМУРЬЯ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, A. V. SHATOKHINA, V. Yu. BARKALOV,
M. V. KRJUKOVA, D. Yu. TSYRENOVA. CHROMOSOME NUMBERS
OF SOME PLANT SPECIES OF THE PRIMORSKY TERRITORY AND THE AMUR RIVER BASIN

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
[2] Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
Благовещенск
[3] Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
Хабаровск
[4] Хабаровский государственный педагогический университет
Поступила 09.09.2005

Приводятся числа хромосом (2n) для 60 видов природной и инвазивной флоры из российской части бассейна Амура и из Приморья (восточная часть Приморского края) из 56 родов и 36 семейств. Впервые установлены числа хромосом у 14 видов: *Bothriospermum tenellum* (Hornem.) Fisch. et C. A. Mey., *Delphinium korshinskyanum* Nevski, *Geranium orientale* (Maxim.) Freyn, *Poa arsenjevii* Probat., *Polygonum liaotungense* Kitag., *Potentilla amurensis* Maxim., *Primula fistulosa* Turkev., *Rorippa cantoniensis* (Lour.) Ohwi, *Rumex amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim., *Saxifraga serotina* Sipl., *Scrophularia amgunensis* Fr. Schmidt, *Symphyllocarpus exilis* Maxim., *Tripleurospermum limosum* (Maxim.) Pobed., *Truellum hastatosagittatum* (Makino) Soják. Для ряда видов установлены новые (не известные ранее) числа хромосом. Многие виды исследованы впервые на территории Российской Федерации (РФ) или российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, сосудистые растения, бассейн Амура, Япономорский бассейн, Амурская обл., Хабаровский край, Приморский край.

Публикуемая работа содержит новые данные кариологического изучения флоры бассейна Амура и флоры Приморья (бассейн Японского моря в пределах Приморского края). Они в то же время являются частью многолетнего исследования авторами чисел хромосом у видов флоры российского Дальнего Востока (РДВ).

Числа хромосом с пометками («Э. Р.», «А. Ш.») определили соответственно Э. Г. Рудыка и А. В. Шатохина (в одном случае — С. А. Шаталова — «С. Ш.»). Сюда включены и некоторые данные А. П. Соколовской, оставшиеся неопубликованными при ее жизни («А. С.»). Исследованные образцы растений проверила, комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культуры) отмечены значком «+». Звездочкой (*) отмечены впервые исследованные виды, а также новое для вида число хромосом.

Для сокращения количества источников в аннотациях к видам, ссылки здесь даны преимущественно на справочные издания и «индексы» (Index), содержащие соответствующие работы разных авторов.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Actinidiaceae

Actinidia polygama (Siebold et Zucc.) Miq., **2n = 58** (Э. Р.). Приморский край (далее ПК), п-ов Муравьева-Амурского, по пути от Ботанического сада на бухту Лазурную, хвойно-широколиственный лес, X 1998 г., № 7764, А. Прилуцкий.

Преимущественно китайско-японский лесной вид, относительно редкий на РДВ: он встречается на крайнем юге Приморского края и в последнее время обнаружен на Южных Курилах, в кедрово-широколиственных, чернопихтовых и смешанных лесах. *A. polygama* исследован в кариологическом отношении впервые для РФ. Полученное нами число хромосом 2n = 58 считается диплоидным (x = 29), в то же время для *A. polygama* в литературе указываются 2 уровня плоидности: кроме 2n = 58 (большинство определений), также 2n = 116 (Хромосомные..., 1969; Index…, 1991, 1998, 2000). Правда, в последнее время доказывается, что основное число хромосом в этом роде иное — x = 10, производное от анцестрального основного числа 5 (Соловьева, 1999).

Alliaceae

Allium dauricum Friesen (*A. angulosum* auct.), **2n = 32**. Амурская обл. (далее АО): Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, разнотравный луг близ монтажной станции, 24 VII 2004, № 7, А. Шатохина (А. Ш.); Сковородинский р-н, пос. Игнашино, р. Томача, сухой склон, 5 IX 1981, № 6021, Э. Бойко, В. Старченко, (А. С.).

Восточносибирско-амурский лугово-степной вид. Представляет собой даурскую расу из полиморфного комплекса *A. senescens* L. aggr. Ранее *A. dauricum* был исследован в Сибири (2n = 32 — Фризен, 1988). Вид отличается от *A. angulosum* L., за который его раньше принимали на РДВ, также по уровню плоидности: это тетраплоид (4x), в то время как для *A. angulosum* приводят чаще всего диплоидное число хромосом 2n = 16 (Хромосомные..., 1969; Index…, 1981, 1988, 1990, 2000, 2003; Агапова и др., 1990; Фризен, 1988). Приведенное ранее число хромосом 2n = 16 для *Allium angulosum* из Амурской обл. позднее было нами переопределено на 2n = 32, и относится оно именно к *A. dauricum* (образец № 6021).

Amaranthaceae

Amaranthus retroflexus L., **2n = 32**. АО, Ивановский р-н, 10 км к западу от с. Анновка, на обочине дороги, близ дамбы 5 IX 2004, № 44, А. Шатохина (А. Ш.); ПК, Чугуевский р-н, окр. ж.-д. станции Ново-Чугуевка, на куче мусора, 22 IX 1985, № 6608, Г. Гуларьянц (А. С.).

Космополитный сорный вид, широко распространившийся в Приамурье и Приморье. В пределах вида постоянно выявляются 2 числа хромосом — 2n = 32 и 34, однако чаще приводится 2n = 34; оба числа хромосом (а также гексаплоидное — 2n = 102) сообщаются, например, из Китая (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index…, 1981, 1984, 1985, 1990, 1991, 1996, 2003). Однако из Сибири приводили, как и в наших случаях, 2n = 32 (Index…, 1994). Такие же 2 числа хромосом (2n = 32 и 34) известны в литературе, например, у *A. spinosus* L. (Index…, 1968, и др.). Вид на РДВ исследован впервые.

Aquifoliaceae

Ilex rugosa Fr. Schmidt, **2n = 40** (Э. Р.). Хабаровский край (далее ХК), р-н им. Лазо, северный Сихотэ-Алинь, водораздел рек Ко-Ахбио, юго-восточный склон, в пологе пихтово-елового леса, 27 X 2000, № 8873, М. Крюкова, Т. Толмачева.

Преимущественно сахалино-курильско-японский лесной вид, известный также в материковой части РДВ — только из бассейна среднего течения р. Хор, где и был собран образец для исследования. Вид описан с Сахалина. На материале с Сахалина для *I. rugosa* было известно 2n = с.40 (см. Агапова и др., 1990). Других данных по хромосомам у *I. rugosa* в литературе нами не найдено.

Araceae

Calla palustris L., **2n = 36** (С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, 10 км от пос. Вольно-Надеждинское, окр. пос. Ясное, заболоченный берег р. Кневичанки, 5 VII 1998, № 7687, В. Баркалов.

Почти голарктический водно-болотный вид. Число хромосом 2n = 36 (4x) неоднократно выявляли ранее в Приморском крае (см. Агапова и др., 1990; Шаталова, 2000; Пробатова и др., 2001), на Сахалине (наши данные); оно же приводится из Западной Сибири. Однако из европейской части ареала *C. palustris* обычно для него сообщается 2n = 72 (8x) (Index…, 1981, 1990, 1991, 1994; Агапова и др., 1990). Иногда для вида сообщаются также числа хромосом 2n = 60, 63, 69, 70 (Хромосомные..., 1969; Index…, 1988). Таким образом, сибирские и дальневосточные популяции этого представителя рода, считающегося монотипным, отличаются по уровню плоидности от европейских. Это может иметь определенное значение, как указание на таксономическую неоднородность вида. Сибирско-дальневосточная часть ареала *C. palustris*, по-видимому, является более древней. Однако 2n = 36 выявляли также в Канаде. Не вполне ясна ситуация в Западной Европе, как можно судить по литературе (Хромосомные..., 1969). Географическое распространение рас *C. palustris* с различной плоидностью заслуживает специального изучения.

Asteraceae

Callistephus chinensis (L.) Nees, **2n = 18** (Э. Р.). ПК, Октябрьский р-н, с. Ново-Георгиевка, скалы у р. Раздольной, 14 IX 1997, № 7305, В. Баркалов.

Преимущественно китайский скально-отмельный вид: в диком состоянии он встречается в РФ только на юго-западе Приморского края. Представитель монотипного восточноазиатского рода. Исследован в РФ впервые. В довольно обширной литературе для *C. chinensis* указывают также 2n = 18 (преимущественно китайские авторы), и лишь очень редко 2n = 36 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003).

Kalimeris integrifolia Turcz., **2n = 18** (А. Ш.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез в 18 км от с. Варваровка, разнотравный луг, 5 IX 2004, № 27, А. Шатохина.

Амуро-корейский луговой вид. На РДВ число хромосом у *K. integrifolia* было нами определено в Приханковье (2n = 18: Пробатова, Соколовская, 1990). В литературе для *K. integrifolia* указываются числа хромосом 2n = 18 и 36 — из Китая, в специальной работе по роду *Kalimeris* (Cass.) Cass. (Gu, 1989 — цит. по: Index..., 1991), а также 2n = 20 (Н. А. Чуксанова, в: Агапова и др., 1990 — без указания происхождения образца), однако последнее число у нас вызывает сомнения.

Rhaponticum uniflorum (L.) DC. (*Stemmacantha uniflora* (L.) M. Dittrich), **2n = 26** (А. Ш.). АО, Благовещенский р-н, окр. пос. Моховая Падь, вершина сопки, разнотравная поляна в дубовом лесу, 30 VI 2004, № 26, А. Шатохина.

Восточносибирско-амурский опушечно-луговой отмельный вид, на РДВ распространенный почти исключительно на Верхнем (отчасти — на Среднем) Амуре. Вид на РДВ впервые исследован. Из Сибири (Восточный Саян) и из Китая для него также приводится число хромосом 2n = 26, однако в этом роде известны и виды с 2n = = 24 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1990, 1998, 2000).

+*Rudbeckia bicolor* Nutt., **2n = 38** (А. Ш.). ПК, Хасанский р-н, бухта Троица, окрестности Морской экспериментальной станции, на обочине дороги, 15 X 2004, № 9533, А. Шатохина, В. Чепинога.

Североамериканский вид, занесенный и натурализовавшийся на юге Приморского края: в Хасанском р-не (бухта Троица), но в особенности на о-ве Рейнеке в заливе Петра Великого, где он был нами исследован ранее (2n = 38 — Пробатова и др., 1998). Представляет интерес факт натурализации этого вида в прибрежно-морских районах нашего региона, более того, на о-ве Рейнеке его популяция очень устойчива (гораздо более устойчива, чем в бухте Троица), и она существует там уже, по крайней мере, 30 лет. В литературе для *R. bicolor* также указано 2n = 38 (Хромосомные..., 1969).

Senecio argunensis Turcz., **2n = 40** (Э. Р.). ПК, Михайловский р-н, 140 км от г. Владивостока, развилка дороги на с. Осиновку, разнотравный луг, 20 VIII 1996, № 7273, Э. Рудыка.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид. Он отсутствует почти на всей российской (дальневосточной) части бассейна Амура, встречаясь лишь в южной части территории Приморского края (главным образом в бассейне оз. Ханка, единичные местонахождения — по р. Уссури), встречается этот вид и на островах залива Петра Великого. На РДВ вид исследован впервые. Число хромосом (2n = 40) у *S. argunensis* определяли уже не раз, однако почти все эти данные были без указания происхождения материала (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990).

Symphyllocarpus exilis* Maxim., **2n = 20 (Э. Р.). ХК, окр. пос. Маяк, оз. Синдинское (система придаточных водоемов Амура), берег озера, илисто-песчаные отмели, 7 VIII 2005, № 9883, В. Баркалов. **2n = 20—22** (Э. Р.). ХК, р. Амур в окр. г. Хабаровска, о-в Кабельный, оз. Кривое, на илистых отмелях, 22 VI 1997, № 7592, М. Крюкова.

Амурский (эндемичный) отмельный вид, гидрофильный однолетник-эфемер, представитель монотипного восточноазиатского рода. Нами впервые исследован в кариологическом отношении. *S. exilis* на РДВ встречается только на песчано-илистых отмелях Амура, от г. Хабаровска до низовьев. Описан с Нижнего Амура (близ г. Николаевска). Род относится к монотипной подтрибе *Symphyllocarpinae* Smoljan. трибы *Inuleae.* Мы считаем, что здесь наиболее вероятно число хромосом 2n = 20, которое было нами выявлено и у другого отмельного вида — *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers., с почти космополитным распространением (Агапова и др., 1990 и наши новые данные). Хотя соответствующие роды ныне распределяются по разным трибам, возможно, что они находятся в более близком родстве, чем это считалось до сих пор. Это первое указание числа хромосом для рода *Symphyllocarpus* Maxim.

Synurus deltoides (Ait.) Nakai, **2n = 26** (А. Ш.). АО, Ивановский р-н, окр. с. Ивановка, 1.5 км к востоку от дороги на с. Успеновку, березово-осиновая роща, 6 IX 2004, № 33, А. Шатохина.

Амуро-японский опушечно-лесной вид, единственный в РФ представитель олиготипного восточноазиатского рода *Synurus* Iljin. Для *S. deltoides* были известны всего 2 определения хромосом (2n = 26), и оба — из южной части Приморского края, в том числе с островов залива Петра Великого (см. Агапова и др., 1990), в последнее время число хромосом для *S. deltoides* получено нами и с Сахалина. *S. deltoides* изучен впервые в бассейне Амура. Другие виды этого рода были исследованы в Японии (Хромосомные..., 1969; Index…, 1981). Диплоидное число хромосом 2n = 26 в роде константно.

Tripleurospermum limosum* (Maxim.) Pobed., **2n = 18 (Э. Р.). ХК: Хабаровский сельский р-н, окр. с. Сикачи-Алян, песчано-галечные отмели р. Амур, 1 VIII 1997, № 7750, М. Крюкова; Нанайский р-н, о-в Славянский напротив пос. Славянка, песчаные отмели р. Амур, 6 VIII 1997, № 7751, М. Крюкова.

Амурский (эндемичный) отмельный вид. Описан с Нижнего Амура (между г. Николаевском и мысом Чныррах). Число хромосом у него исследовано впервые. *T. limosum* — еще один пример эндемичного амурского отмельного вида-диплоида. Для близкого к нему вида, широко распространенного *T. inodorum* (L.) Sch. Bip. (*Matricaria perforata* Mérat), который также встречается по Амуру, в литературе приводятся числа хромосом 2n = 36 (преимущественно), иногда также 2n = 18 и 27 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990), однако на РДВ (в бассейне Амура) мы выявили у *T. inodorum* только тетраплоидное число, 2n = 36. У *T. limosum* в обоих образцах наблюдалась пара спутничных хромосом.

Betulaceae

Corylus heterophylla Fisch. ex Trautv., **2n = 22** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, дальние окрестности ж.-д. станции Кипарисово, 4 км от пос. Таежное, опушка леса между дачными кооперативами «Кипарис» и «Байкал», 9 V 2000, № 8142, Н. Пробатова.

Амуро-корейский лесной вид, широко распространенный в южной континентальной части РДВ (особенно — в южной половине Приморского края), где он обычно связан с умеренно-сухими дубняками. Вид исследован впервые для РФ. Наиболее старое указание числа хромосом для *C. heterophylla* было 2n = 28 (Хромосомные..., 1969), но позднее для этого вида из Китая уже указывали 2n = 22 (Index…, 1998, 2003), и такое же число хромосом (2n = 22) — у близкого североамериканского вида *C. americana* Walt. (Index…, 1981). Проблеме основного числа хромосом (x) в роде *Corylus* L., где постоянно выявляли 2n = 22 и 28, причем иногда для одного и того же вида (Хромосомные..., 1969; Index…, 1981) была посвящена специальная работа (Oginuma et al., 1998, цит. по: Index…, 2003). Второй вид орешника флоры РДВ — *C. mandshurica* Maxim. еще не исследован в кариологическом отношении на РДВ.

Boraginaceae

Bothriospermum tenellum* (Hornem.) Fisch. et C. A. Mey., **2n = c.32 (Э. Р.). ХК, Амурский р-н, с. Ачан (близ станции Эльбан), берег оз. Болонь, отмели р. Си, впадающей в озеро, 6 VIII 1996, № 7729, А. Мельникова. **2n = 32** (Э. Р.). ХК, Комсомольский р-н, оз. Хумми, галечные отмели, 12 VIII 1997, № 7802, М. Крюкова.

Восточноазиатско-южноазиатский отмельный вид, однолетник. На РДВ распространен по Амуру (от г. Хабаровска и ниже по течению Амура, иногда и в бассейне его притока р. Уссури). Заходит в пределы РФ из Китая. Число хромосом у *B. tenellum* исследовано впервые. Очевидно, тетраплоид (4х), хотя для другого вида этого небольшого рода отмельных растений (почти не изученного в кариологическом отношении) в литературе было приведено число хромосом 2n = 24 (Index..., 2003).

Brassicaceae

Cardaminopsis gemmifera (Matsum.) Berkutenko (*Arabis maximowiczii* N. Busch), ***2n = 16** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, сырой долинный ивняк, близ дачного кооператива «Альбатрос», 21 V 1995, № 7183, Н. Пробатова.

Западнопацифический (?) вид (указание его для Восточной Сибири, скорее всего, ошибочно); оригинальное растение с развитой способностью к вегетативному размножению, обитает в сырых и очень тенистых долинных лесах по берегам лесных ручьев. Цветоносные побеги после цветения полегают и укореняются в любом узле побега (включая соцветие, до его верхушки), образуя розетки разных размеров. Описан из Японии. Мы нашли единственное указание числа хромосом для вида 2n = 14 (Гурзенков и др., 1976: Магаданская обл., Тауйская губа), что сомнительно, так как в роде *Cardaminopsis* (C. A. Mey.) Hayek известно только одно основное число хромосом — x = 8 и 2n = 16 и 32 (Агапова и др., 1990, а также личное сообщение для Н. С. Пробатовой американского исследователя этого рода S. O'Cane). У ближайшего к *C. gemmifera* вида — *C. halleri* (L.) Hayek — также было выявлено 2n = 16 (Хромосомные..., 1969).

+*Rorippa austriaca* (Crantz) Bess., **2n = 16** (Э. Р.). ПК, с. Суражевка (близ г. Артем), сорное на плантации овощных культур Плодоовощной станции, 24 VIII 1999, № 8119, С. Романова.

Европейско-средиземноморский отмельный и сорный вид. На РДВ заносное, и пока зарегистрирован только на юге Приморского края. Число хромосом у вида на РДВ исследовано впервые. Для *R. austriaca* до сих пор известно только диплоидное число хромосом 2n = 16 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1994; Агапова и др., 1990).

R. cantoniensis* (Lour.) Ohwi, **2n = 16 (Э. Р.). ХК, Хабаровский сельский р-н, оз. Петропавловское, песчано-галечные отмели, 4 VIII 2001, № 8952, Д. Цыренова.

Восточноазиатско-южноазиатский отмельный вид. Этот вид редок на РДВ, где встречается в бассейне Амура. Число хромосом у *R. cantoniensis* исследовано впервые. Диплоид (как и многие отмельные виды в бассейне Амура).

Campanulaceae

Asyneuma japonicum (Miq.) Briq., ***2n = 64** (Э. Р.). ПК, залив Петра Великого, о-в Русский, 3 км к западу от пос. Экипажная, облесенный каменистый склон, 17 X 1998, № 7766, Н. Пробатова.

Амуро-японский опушечно-лесной вид. В РФ он встречается только на РДВ, а именно в южном Приамурье и в южной половине Приморского края, всюду спорадично. Очень слабо исследованный вид: для него существовало единственное определение числа хромосом — с п-ова Муравьева-Амурского (окраина г. Владивостока): 2n = 56 (Пробатова, Рудыка, Соколовская, 1998), которое требует новых подтверждений. Не исключаем, что полученное с о-ва Русского число хромосом 2n = 64 более достоверно, так как иногда для видов рода *Asyneuma* Griseb. et Schenk (в целом очень слабо исследованного) указывали 2n = 32, хотя известны и числа хромосом 2n = 30 и 56 (Хромосомные..., 1969; Index…, 1981).

Caryophyllaceae

Lychnis wilfordii (Regel) Maxim., **2n = 24** (Э. Р.). ПК, залив Петра Великого, искусственный о-в Елены (близ о-ва Русский), мыс Ларионова, сырая опушка леса, 19 IX 1997, № 7428, Н. Пробатова, С. Шаталова.

Циркумяпономорский (?) вид сырых лугов. В РФ он заходит лишь в Приморском крае, причем тяготеет к морским побережьям. Вид описан из района г. Владивостока (бухта Золотой Рог), так что нами он исследован близ его «классического местонахождения». Мы нашли в литературе 2 указания числа хромосом для *L. wilfordii* (2n = 24): одно из них относилось к началу 1960-х годов (см.: Хромосомные..., 1969), другое — недавнее, из Кореи (Chromosome…, 2004). В РФ вид исследован впервые.

Scleranthus annuus L., **2n = 44** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, в 16 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, в районе третьего участка, вершина дренажной траншеи, 5 IX 2004, № 9694, А. Шатохина.

Европейско-западноазиатский отмельный и полусорный вид, заносный на РДВ, где он распространился в Приморье, южном Приамурье и на Сахалине (выходит и на морские побережья). Это единственный вид рода *Scleranthus* L. во флоре РДВ. Для *S. annuus* в литературе приводили 2 числа хромосом — 2n = 22 и 44, изредка также 2n = 44 + 0 – 2B (что соответствует двум уровням плоидности 2x и 4x), однако в последнее время для *S. annuus* приводят только 2n = 44 (Хромосомные..., 1969; Index…, 1968, 1981, 1985, 1988, 1994, 1996, 2000, 2003; Семеренко, 1990). Ранее мы определили у *S. annuus* 2n = 22 на материале из бассейна р. Раздольная (Суйфун) в Приморском крае (Пробатова и др., 2000), однако теперь считаем, что это число хромосом нуждается в новых подтверждениях. В бассейне Амура вид исследован впервые.

Commelinaceae

Mardannia keisak (Hassk.). Hand.-Mazz. (*Aneilema keisak* Hassk.), **2n = 20**. ПК, побережье залива Восток, заболоченная равнина, вейниково-осоковое болото, в мочажине, 7 VIII 2004, № 9344, В. Нечаев, (А. Ш.); западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», коса Арсеньева, отмель у озера, 20 VI 2004, № 9279, В. Баркалов (Э. Р.).

Восточноазиатско-североамериканский водно-болотный вид, единственный в РФ представитель преимущественно тропического и субтропического рода. Относительно редок на РДВ: встречается в бассейне Амура и на юге Приморья, но всюду спорадично. Малоизученный вид. На РДВ он был исследован (в Приморском крае) всего однажды: 2n = 20 (см.: Агапова и др., 1990). Однако из Японии для этого вида дважды сообщали 2n = 30 (см.: Хромосомные..., 1969), а для других видов рода *Mardannia* Royle приводят 2n = 20 и 40, но также 24 и 42 (Index…, 1981, 1984, 1990, 2003). Дальнейшие исследования этого вида могут прояснить вопрос об основном числе хромосом (x) в этом роде, которое, возможно, окажется не единственным.

Convolvulaceae

Calystegia hederacea Wall., **2n = 22** (Э. Р.). ХК, Нанайский р-н, окр. с. Верхний Нерген, оз. Джалунское, песчано-галечные отмели, 3 VIII 1999, № 8087, М. Крюкова; Большехехцирский заповедник, правый берег р. Уссури близ устья р. Чирка, песчаные отмели, под скалами, у уреза воды, 1 IX 1993, № 7076, 7178, Н. Пробатова.

Преимущественно центральноазиатско-восточноазиатско-южноазиатский прибрежно-отмельный вид. Описан из Индии. *C. hederacea* заходит на РДВ главным образом в бассейне Амура (по-видимому, из Китая), но встречается он в нашем регионе нечасто. Число хромосом у вида в РФ определено впервые. Более ранние определения хромосом для *C. hederacea* (и также 2n = 22) известны из Японии и Кореи (Хромосомные..., 1969; Index..., 1991; Chromosome..., 2004).

Droseraceae

Aldrovanda vesiculosa L., ***2n = c.32** (Э. Р.). ХК, Амурский р-н, долина р. Амур в нижнем течении, пойма р. Тунгуски (левого притока р. Амур), в приустьевой части, старица близ залива Джермень, в воде вдоль края сплавины, 26 IX 1998, № 8008, М. Крюкова.

Евразиатско-африканский водный вид, относительно редкий на РДВ, где он изучен впервые. Число хромосом у вида очень мало исследовали (а наши данные — впервые для РФ): в литературе приводятся числа хромосом 2n = 38, 48, также из Японии (Index..., 1968, 2003; Хромосомные..., 1969; Májovský et al., 1987). Основное число хромосом (x) в этом роде не ясно.

Fabaceae

Astragalus davuricus (Pall.) DC., **2n = 16** (Э. Р.). ПК, Октябрьский р-н, с. Фадеевка, берег р. Раздольная, галечник, 12 IX 1997, № 7545, В. Баркалов.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский отмельный вид, довольно редкий на РДВ: представлен почти исключительно на юге и юго-западе Приморского края. Ранее на РДВ он был исследован в Хасанском р-не Приморского края, р. Нарва (2n = 16); наши данные совпадают с полученными из Сибири, а также с более ранними данными, относящимися к 1935 г. (см.: Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990).

Gentianaceae

Halenia corniculata (L.) Cornaz, **2n = 22** (А. Ш.). АО, Шимановский р-н, г. Шимановск, памятник природы «Зеленая зона», широколиственный лес, 1 VIII 2004, № 6, А. Шатохина.

Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный луговой вид. Был исследован на РДВ на Сахалине и Камчатке, а вне РДВ — в Сибири, и все авторы также приводят для вида только 2n = 22 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990; Агапова и др., 1990). Диплоид (2x). Число хромосом у вида константно.

Geraniaceae

Geranium orientale* (Maxim.) Freyn, **2n = 28 (Э. Р.). ХК, Амурский р-н, Санболи, хребет Вандан, заросли кустарников, 10 VIII 1994, № 7163, А. Терлецкая.

Амурский лесной вид (эндем бассейна Амура). Он замещает здесь близкий северопацифический луговой вид *G. erianthum* DC (для последнего также известно число хромосом 2n = 28) (Агапова и др., 1990; Probatova et al., 2000). Число хромосом у *G. orientale* исследовано впервые.

G. wlassowianum Fisch. ex Link, **2n = 28** (Э. Р.). ХК, окр. г. Хабаровска, Воронежские высоты, в районе с. Воронеж-1, опушка широколиственного леса, 9 VII 2005, № 9859, Д. Цыренова; ПК, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», сырой луг, 21 VII 2005, № 9868, Д. Цыренова. **2n = 56** (Э. Р.). ХК, 30 км к северо-востоку от г. Хабаровска, хутор Галкино, фрагмент леса в дачном массиве, сырые участки, 2 VII 2003, № 9036, Д. Цыренова.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Ранее на Среднем Амуре (Архара) мы установили у вида тетраплоидное число хромосом 2n = 28, и оно же было известно у него в Приморском крае, близ Владивостока (Пробатова, Соколовская, Рудыка, 1991; Пробатова, Шатохина, Рудыка, 2005). Октоплоидное число 2n = 56 у *G. wlassowianum* ранее было известно из Приморского края, бассейн р. Рудной (Пробатова, Соколовская, 1988). В литературе имелось единственное указание числа хромосом для этого вида, относящееся к 1930-м годам: 2n = 56 (Хромосомные..., 1969). Это единственный вид герани с переменной плоидностью, обнаруженный на РДВ, где все остальные виды — тетраплоиды, с 2n = 28 (Агапова и др., 1990 и наши новые данные). Необходимы дальнейшие исследования *G. wlassowianum*. В бассейне Амура число хромосом 2n = 56 у вида определено впервые.

Hypericaceae

Hypericum attenuatum Choisy, **2n = 16** (А. Ш.). ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, разнотравный остепненный луг, 19 V 2004, № 9205, В. Баркалов.

Преимущественно амуро-корейский лугово-степной вид, выходящий (в Приморском крае) и на морские побережья. Почти не изучен в кариологическом отношении: до сих пор было единственное (наше) определение числа хромосом из бассейна р. Раздольная (Суйфун) в Приморском крае: 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1990). У близкого сахалино-южнокурильско-японского вида *H. yezoense* Maxim., исследованного на о-ве Монерон, также 2n = 16 (Probatova et al., 2004).

Linaceae

Linum amurense Alef., **2n = 18** (Э. Р.). ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, на песчаных валах по р. Раздольной, 12 IX 1997, № 7537, В. Баркалов.

Преимущественно амурский (амуро-корейский ?) отмельно-луговой вид. Число хромосом у вида (2n = 18) до сих пор было известно по единственному указанию и без местонахождения (Матвеева, Тихонова, в: Хромосомные..., 1969).

Malvaceae

+*Malva parviflora* L. **2n = 42** (Э. Р.). ХК, окраина г. Комсомольска-на-Амуре, Ленинский р-н, сорное на окраине кукурузного поля, 29 VII 1998, № 7788, С. Бабкина.

Восточносредиземноморский вид; занесен во многие регионы и в Северную Америку. Очень редкий заносный вид во флоре РДВ, где он был известен только в Приморском крае (близ г. Уссурийска), где нами уже было определено число хромосом: 2n = 42 (см.: Агапова и др., 1990). Для *M. parviflora* в довольно обширной литературе приводится число хромосом 2n = 42, иногда 40—42 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1990, 1998). В бассейне Амура число хромосом у *M. parviflora* определено впервые.

Melanthiaceae

Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray, **2n = 32** (А. Ш.). АО, Шимановский р-н, в 3 км от дороги на Чагоянские дачи, смешанный лес, 29 VII 2004, № 18, А. Шатохина.

Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный скально-луговой вид, распространенный почти на всей континентальной части РДВ (отсутствует на Крайнем Севере, на Камчатке и на островах). Были известны определения хромосом из Приморского края, бассейн р. Рудной (см.: Агапова и др., 1990), а также из Сибири: всюду 2n = 32. В бассейне Амура *Z. sibiricus* исследован впервые.

Moraceae

+*Morus alba* L. **2n = 28** (Э. Р.). ПК, г. Владивосток, по ул. Посьетской, 25 VII 2005, № 9877, Э. Р.

Китайский вид, изредка культивируется на юге Приморского края (как декоративное) и дичает. Нами исследована форма с темными соплодиями. Многочисленные литературные источники приводят для *M. alba* преимущественно 2n = 28, редко также 2n = 14, 30, 42, 56 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000; Агапова и др., 1993).

Pinaceae

Larix olgensis A. Henry, **2n = 24** (Э. Р.). ПК, Ольгинский р-н, № 7919, И. Сазонова.

Эндем восточного макросклона Сихотэ-Алиня (?). Недостаточно изученный вид, иногда рассматривается как сомнительный. Считается эндемом РДВ, однако некоторые его разновидности указываются для северной части п-ова Корея и провинции Гирин в Северо-Восточном Китае. Кариотипы приморских лиственниц, в том числе *L. olgensis*, 2n = 24 (а также у *L. komarovii* B. Kolesn. и *L. lubarskii* Sukacz., ныне считающихся гибридами), впервые описала Т. П. Ильченко (1973), однако эта работа оставалась малоизвестной. Позднее китайские авторы также сообщали сведения о кариотипе *L. olgensis* (Index..., 1988, 1996).

Plantaginaceae

Plantago depressa Willd., **2n = 12** (А. Ш.). ПК, западный берег оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, нарушенная лужайка на берегу протоки, 18 VI 2004, № 9532, В. Баркалов.

Центральноазиатско-южносибирско-дальневосточный отмельный и полусорный вид, распространенный на РДВ главным образом в южной материковой части региона. У этого вида, согласно многочисленным литературным данным, в том числе из Магаданской обл. и Приамурья (Амурская обл., Хабаровский край), а также из Сибири: 2n = 12 (подавляющее большинство авторов), но есть и единичные указания 2n = 24 и 36, возможно, относящиеся к другим видам (Index..., 1968, 1984, 1988, 1990, 1998, 2003; Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993).

Poaceae

Elymus amurensis (Drob.) Czer., **2n = 28** (Э. Р.). ПК, Ханкайский р-н, верховье р. Комиссаровки, приречный галечник, X 1997 г., № 7557, В. Баркалов.

Амуро-корейский скально-лесной вид, относительно редкий на РДВ, где он встречается на крайнем юге и юго-западе Приморского края и едва заходит на Средний Амур. Кальцефит. Описан с известняковых скал у с. Союзное на Амуре (Еврейская автономная область). В литературе для вида уже сообщали 2n = 28 для «*E. ciliaris* subsp. *amurensis*» (Index..., 1988) и 2n = 42 для «*Agropyron amurense*» (Хромосомные..., 1969), однако последнее число хромосом вряд ли относится к нашему виду. Вид в РФ исследован впервые.

Poa arsenjevii* Probat., **2n = 56 (А. С.). ПК, Дальнегорский р-н, окр. пос. Краснореченск, бассейн р. Рудной, верховье ключа Белого, смешанный лес, 19 VII 1984, № 6414, Н. Пробатова, В. Селедец, Г. Гуларьянц (тип вида!).

Этот вид публикуется во «Флоре российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения...» (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006). Он занимает как бы «промежуточное» положение между двумя типично лесными видами — *P. ussuriensis* Roshev. (секция *Homalopoa*) и *P. sichotensis* Probat. (секция *Stenopoa*), уклоняясь к последнему. Отличается от первого более крупными пыльниками, ярко-зеленой окраской растений и числом хромосом 2n = 56 (у *P. ussuriensis* — 2n = 28), а от второго — мягкими стеблями, шероховатыми относительно высоко замкнутыми влагалищами листьев и тонкими яркозелеными пластинками листьев. Возможно, он имеет гибридное происхождение (межсекционный гибрид: *Homalopoa* × *Stenopoa*), хотя подобных спонтанных гибридов как будто не наблюдалось, и сами сроки цветения двух вышеупомянутых видов значительно различаются. Оба родительских вида очень сходны по распространению (и за пределами Уссурийского флористического района не встречаются), а в центральной части Сихотэ-Алиня, откуда описывается наш вид, они находятся близ северной границы своих ареалов и встречаются редко. В бассейнах рек Алдана и Буреи, где также найден *P. arsenjevii*, оба этих вида отсутствуют. От *P. palustris* L. (2n = 28) наш вид отличается короткими язычками листьев (у верхнего листа 0.3—2 мм дл.) и острыми нижними цветковыми чешуями, а также числом хромосом. Обитает на выходах известняков и по ручьям в лесном поясе гор. Условный эндем РДВ.

Polygonaceae

Polygonum liaotungense* Kitag., **2n = 20 (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. станции Совхозная, берег Амурского залива, сырой засоленный приморский луг, 13 X 1997, № 7616, Е. Неупокоева.

Преимущественно китайско-корейский прибрежноморской (супралиторально-луговой) вид. В РФ встречается по морскому побережью на крайнем юге Приморского края, но известен и близ устья р. Рудной (Дальнегорский р-н). Облигатный галофит. Описан из Китая (побережье Ляодунского залива). Число хромосом у вида определено впервые. Диплоид (2x), что характерно для видов, обитающих на морских побережьях РДВ, и в особенности для галофитов (Пробатова и др., 2003).

Rumex amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim., **2n = c.20 (Э. Р.). ХК, окраина г. Хабаровска, отмели р. Черная, 22 VII 2001, № 8953, Д. Цыренова. **2n = 20** (Э. Р.). ХК: Хабаровский сельский р-н, близ с. Сикачи-Алян, пойма р. Амур, 28 VII 1997, № 8956, М. Крюкова; Нанайский р-н, р. Амур, о-в Бондарева, песчаные отмели, 2 VIII 1999, № 8115, М. Крюкова.

Эндем бассейна Амура, отмельный вид. Описан с Амура (между озерами Катар и Дабанда). Исследован в кариологическом отношении впервые. Диплоид *R. amurensis* — вид из комплекса *R. maritimus* L. aggr., однако для широко распространенного евразиатского отмельного и полусорного вида *R. maritimus* s. str. многочисленными авторами выявлялось только тетраплоидное число хромосом 2n = 40 (Index..., 1981, 1984, 1985, 1991, 2000, 2003; Пробатова, Соколовская, 1989 и новые данные), то же и у сахалино-южнокурильско-японского отмельного вида *R. ochotskius* Rech. fil. (2n = 40 — Пробатова и др., 1991). *R. amurensis* вместе с *R. maritimus* (который также встречается по Амуру) образуют еще одну «пару» видов, обитающих на амурских отмелях, где более древний диплоидный вид эндемичен для бассейна Амура, а полиплоидный широко распространен (Пробатова, Соколовская, 1981).

Truellum hastatosagittatum* (Makino) Soják, **2n = 20 (Э. Р.). ПК, Михайловский р-н, окр. с. Павловка, р. Абрамовка, в ивняке на берегу, сырые илистые участки, 5 VI 2005, № 9771, В. Баркалов.

Амуро-японский прибрежноводно-болотный вид. На РДВ он распространен преимущественно в бассейне Амура, а также на юге Приморья. Число хромосом у вида исследовано впервые. Диплоид (2x), как и другой, недавно впервые исследованный нами вид этого рода *T. dissitiflorum* (Hemsley) Tzvel. (Пробатова и др., 2004). Преимущественно восточноазиатский род *Truellum* Houtt. еще очень слабо изучен в кариологическом отношении.

Portulacaceae

Portulaca oleracea L., ***2n = 36** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, пос. Архара, сорное у площади, 19 IX 2004, № 9506, Н. Пробатова. **2n = 54** (Э. Р.). ХК, г. Хабаровск, микрорайон «Северный», песчаный берег Амура в районе Детского санатория, 15 VIII 2001, № 8951, Д. Цыренова.

Евразиатский сорный вид, скорее всего, заносный на РДВ, где он встречается спорадично и в основном на юге Приморья. Ранее у него было определено в Приморском крае (ж.-д. ст. Кипарисово) диплоидное число хромосом 2n = 18 (Рудыка, 1995). Таким образом, на РДВ уже обнаружены 3 цитотипа *P. oleracea*: с 2х, 4х и 6х (2n = 18, 36 и 54). Как следует из литературы, у *P. oleracea* выявлен длинный ряд чисел хромосом: 2n = 14, 18, 24, 27, 45, 48, 52, 54, но наиболее обычное из них 2n = 54 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003).

Primulaceae

Primula fistulosa* Turkev., **2n = 18 (Э. Р.). АО, Благовещенский р-н, пос. Мухинка, правый берег р. Зея, 25 V 2004, № 9249, А. Шатохина; ПК: Надеждинский р-н, 2 км от развилки дорог Раздольное—Тереховка, осоково-разнотравный луг, 3 VI 2003, № 9001, Н. Ковтонюк; Михайловский р-н, 3.5—4 км к северо-востоку от с. Некруглово, залежь, сырой участок, 27 IV 2004, № 9147, В. Лапенко. **2n = 36** (Э. Р.). АО, Благовещенский р-н, окр. с. Ново-Петровка, сыроватая луговина у дороги, 16 V 1996, № 7255, Н. Павлова.

Амуро-корейский сыролуговой вид. Описан из окрестностей г. Благовещенска, так что он был нами исследован, в том числе, близ его «классического местонахождения». Данных по хромосомам *P. fistulosa* в литературе нами не было найдено, так что, по всей вероятности, этот вид исследован в кариологическом отношении впервые. Тетраплоидное число хромосом 2n = 36 в пределах вида нуждается в новых подтверждениях.

Ranunculaceae

Caltha sibirica (Regel) Makino, **2n = 56—58** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 50 км к юго-востоку от ж.-д. станции Архара, влажный луг в пойме речки, 14 VIII 2001, № 8554, В. Капустина.

Сибирско-дальневосточный водно-болотный вид, очень полиморфный, из группы родства *C. palustris* L. aggr. (иногда он рассматривается в качестве подвида *C. palustris* subsp. *sibirica* (Regel) Hult.). Из бассейна Амура для *C. sibirica* было известно 2n = 28, с Камчатки — 2n = 56 и 70, с Сахалина и Южных Курил (о-в Кунашир) — 2n = 70 (см.: Агапова и др., 1993; Probatova et al., 2000). В целом, для голарктического комплекса *C. palustris* aggr. известна целая серия чисел хромосом: 2n = 16, 28, 32, 32—35, 34, 34—36, 48, 55—57, 53—60, 56, 56—59, 58, 60, 64, 70, 88, но чаще других приводится 2n = 32 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003; Агапова и др., 1993).

Clematis hexapetala Pall., **2n = 16** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, 3 км от с. Варваровка, луг вблизи березовой рощи, 16 VIII 2001, № 9246, А. Денисенко (Шатохина).

Преимущественно амуро-корейский скально-луговой вид. Ранее он был исследован в кариологическом отношении в Приморском крае (р. Раздольная), а также в Китае (2n = 16: Index..., 1988, 1990, 1998; Агапова и др., 1993).

Delphinium grandiflorum L., **2n = 16** (А. Ш.). АО, Сковородинский р-н, с. Игнашино, остепненный склон левого берега р. Томача, 19 VII 2003, № 30, Е. Аистова.

Сибирско-дальневосточный (преимущественно восточносибирско-амурский) скально-луговой вид, очень полиморфный. На РДВ он встречается главным образом на Верхнем и Нижнем Амуре (но на Средний Амур не заходит). На РДВ он впервые исследован в кариологическом отношении. Из Сибири для *D. grandiflorum* не раз приводили 2n = 16 (Index…, 1984, 1988, 1994; Агапова и др., 1993), а единственное указание тетраплоидного числа хромосом 2n = 32 (оно было приведено в начале 1940-х годов — см.: Хромосомные..., 1969), скорее всего, не относится к этому виду.

******Delphinium korshinskyanum* Nevski (*D. crassifolium* auct.), **2n = 16** (А. Ш.). АО: Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 20 км от с. Варваровка, разнотравный луг в районе 1-го участка, 21 VIII 2004, № 16, А. Шатохина; Ивановский р-н, 3 км от с. Богословка, памятник природы «Богословская Роща», 17 VIII 2004, № 28, А. Шатохина.

Преимущественно амурский опушечно-луговой вид, относительно редкий, заходящий в пределы РФ на Верхнем (отчасти Среднем) Амуре (описан из междуречья рек Зея и Бурея). Число хромосом у *D. korshinskyanum* определено впервые. Для близкого вида, преимущественно восточносибирского *D. crassifolium* Schrad. ex Spreng., который заходит на РДВ в северной части Хабаровского края и еще не исследован, известны (из Сибири) числа хромосом 2n = 16 и 32 (Агапова и др., 1993; Index..., 1994).

Ranunculus natans C. A. Mey., ***2n = 56** (А. С.). ПК, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, берег лагуны, небольшой водоем, в воде, 25 IX 1979, № 5501, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Преимущественно сибирско-центральноазиатский водно-болотный вид, едва заходящий в пределы РДВ на юге Приморского края. Ранее этот образец был нами отнесен к «*R. sceleratus* L.» (см.: Агапова и др., 1993). По определению А. Н. Луферова (Гербарий VLA), это второе местонахождение *R. natans* на РДВ. Однако следует отметить, что полученное число хромосом 2n = 56 не совпадает с довольно многочисленными литературными данными для *R. natans*, для которого приводятся числа 2n = 16, реже — 32 (с Памира, Алтая, из Тувы и из других районов Сибири). С другой стороны, наше число хромосом не совпадает и с данными, приведенными для голарктического вида *R. sceleratus* в очень обширной литературе, где в большинстве случаев сообщается 2n = 32; из Якутии, Прибайкалья и с Алтая для *R. sceleratus* сообщали 2n = 64, из Приобья — 2n = 32 и 64, из Красноярского края — 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1993). Из Японии и Китая для *R. sceleratus* приводится 2n = 32. У нас есть все основания полагать, что многократно исследованные нами разные дальневосточные популяции с их неизменным числом хромосом 2n = 56 не относятся ни к *R. sceleratus*, ни к *R. natans*, а скорее всего, представляют особый вид (см. обсуждение: Пробатова и др., 2004).

Rosaceae

Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts., **2n = 16** (Э. Р.). ПК, Черниговский р-н, окр. с. Вассиановка, склон сопки, 1998 г., № 7800, Т. Епифанова.

Преимущественно китайский скально-лесной вид. В РФ этот вид естественно встречается лишь на юго-западе Приморкого края, где он иногда образует своеобразные лесные сообщества — абрикосники, и многие из них объявлены памятниками природы. Нам известно единственное указание числа хромосом для *A. mandshurica* из Китая, 2n = 16 (Index..., 1998). В РФ этот вид, скорее всего, исследован впервые.

Aruncus asiaticus Pojark., **2n = 18** (А. С.). АО, Мазановский р-н, правобережье р. Селемджа, окр. пос. Майский, опушка лиственнично-березового леса, 30 VIII 1976, № 4639, Н. Пробатова.

Восточносибирско-дальневосточный лесной вид. Этот вид (принимаемый нередко за подвид *A. dioicus* (Walt.) Fern. subsp. *asiaticus* (Pojark.) Kitag.) был на РДВ исследован в Приморском крае: 2n = 14 и 18, причем оба этих числа хромосом отмечены в Приморском крае и у кальцефильного эндема *A. parvulus* Kom. (см.: Агапова и др., 1993). Для очень полиморфного евросибирско-североамериканского комплекса *A. dioicus* aggr., несомненно, более характерно число хромосом 2n = 18 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1994, 1996). Заслуживает внимания то обстоятельство, что вариабельность по основному числу хромосом (x = 7, 9) пока выявлена у *Aruncus* только в восточноазиатской части ареала рода: так, 2n = 14 и 18 известно у «*A. silvester* Kostel. ex Maxim.» (в более узком понимании *A. kamtschaticus* (Maxim.) Rydb.) из Японии, хотя для «*A. dioicus*» в Японии определяли также 2n = 18.

Potentilla amurensis* Maxim., **2n = 14 (Э. Р.). ХК: Нанайский р-н, р. Амур, о-в Бондарева, песчаные отмели, 2 VIII 1999, № 8098, М. Крюкова; Амурский р-н, с. Ачан (близ станции Эльбан), берег оз. Болонь, отмели р. Си, впадающей в озеро, 6 VIII 1996, № 7291, А. Мельникова.

Амурский отмельный вид (эндем бассейна Амура). У С. К. Черепанова (1995) *P. amurensis* синонимизируется с *P. heynii* Roth, но о последнем нам известно лишь то, что он был описан из Индии. На РДВ *P. amurensis* распространен по Амуру, от г. Хабаровска и ниже. Несомненно, вид заходит на РДВ из Северо-Восточного Китая. С. В. Юзепчук (1941, Флора СССР, т. 10: 166—167) справедливо называл *P. amurensis* «превосходным видом». Он поместил его между *P. supina* L. и *P. norvegica* L. Однако 2 последних — гибридогенные аллополиплоиды (2n = 28, 42, 56, 70), очень широко расселяющиеся по антропофитным местообитаниям. *P. amurensis* — узколокализованный высокоспециализированный вид и, как большинство представителей очень своеобразной флоры амурских отмелей, является диплоидом (2n = 14). Отсюда нам представляется очень маловероятным предположение В. В. Якубова (1996) о происхождении *P. amurensis* в результате гибридизации *P. supina* с диплоидным (2n = 14) видом лесных ручьев на юге Приморья *P. centigrana* Maxim. «Крылатость» плодиков у *P. amurensis* и *P. centigrana*, очевидно, является приспособлением к обитанию в условиях избыточного проточного увлажнения, поскольку крыловидные выросты и «ленты» на плодиках составлены пробковой тканью, облегчающей плавучесть. Возможно, следует выделять из очень полиморфного *P. supina* географическую расу *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray (чаще признаваемую в ранге подвида *P. supina* subsp. *paradoxa* (Nutt. ex Torr. et Gray) Soják), с развитым конусообразным пробковым выростом в основании плодиков: именно эта раса представлена на РДВ (и также главным образом — в бассейне Амура). Можно предположить, что в формировании полиплоида *P. paradoxa* мог принимать участие *P. amurensis*.

Pyrus ussuriensis Maxim., **2n = 34** (Э. Р.). ПК, п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), остатки естественной древесной растительности у ж.-д. платформы Чайка, 1996 г., № 7294, Э. Рудыка.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид. Для него известны довольно многочисленные определения хромосом главным образом из Китая (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990, 1991, 1998): 2n = 34. С РДВ этот вид, возможно, исследован впервые.

Waldsteinia maximoviczia na (Teppner) Probat. (*W. ternata* subsp. *maximoviczia-na* Teppner), ***2n = 14**. ПК, п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), природный лесопарк: между Академгородком и фабрикой «Заря», 13 V 1997, № 7607, Н. Пробатова (Э. Р.); бассейн р. Малая Седанка, долинный влажный смешанный лес, 20 IX 2004, № 9514, М. Колдаева (А. Ш.); Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, дачный кооператив «Кипарис», остатки лесной растительности на склоне, V 1996 г., № 7266, Н. Пробатова (Э. Р.). **2n = 28** (Э. Р.). ХК, Комсомольский р-н, г. Комсомольск-на-Амуре, Силинский природный лесопарк, V 2002 г., № 8808, С. Бабкина; ПК, Партизанский р-н, окр. пос. Тигровый, смешанный лес на пологом склоне, 9 V 2002, № 9515, М. Колдаева.

Амуро-японский вид, распространенный на РДВ по Амуру ниже г. Хабаровска, а также в Приморском крае и на Сахалине. Описан с Сахалина. *W. ternata* (Steph.) Fritsch s. str. был описан с Байкала и локализован в южном Прибайкалье. От Байкала до Нижнего Амура род *Waldsteinia*, таким образом, не встречается, что дает определенные основания считать дальневосточные растения заслуживающими видового статуса. Номенклатурная комбинация для *W. maximoviczia na* публикуется во «Флоре российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения...» (Пробатова и др., 2006). Ранее для этого таксона было нами выявлено (и также на п-ове Муравьева-Амурского, в природном лесопарке Владивостока «Вторая Речка») тетраплоидное число хромосом 2n = 28 (см.: Агапова и др., 1993), и кроме того, 2n = 28 было установлено для вальдштейнии на Сахалине (наши данные). Возможно, что в пределах ареала *W. maximoviczia na* существуют 3 кариологические расы (3 уровня плоидности) — 2n = 14, 28 и 42, так как монограф рода H. Teppner (1968) получил для «*W. ternata* subsp. *maximoviczia na*» 2n = 42 (исследованные им растения происхождением из Главного ботанического сада АН СССР, и они, без сомнения, были привезены с РДВ).

Rubiaceae

Galium odoratum (L.) Scop. (*Asperula odorata* L.), **2n = 22** (Э. Р.). ХК, р-н им. Лазо, долина нижнего течения р. Сагды-Селанка (притока р. Кафэ, бассейн р. Хор), в распадке на правобережье реки, хвойно-широколиственный лес с *Coniogramme intermedia*, 2 VI 2004, № 9332, М. Крюкова.

Евразиатский лесной вид, который на РДВ встречается только в Приморском крае, на Сахалине, Южных Курилах, но едва заходит в Хабаровский край. Исследованный образец был взят у северного предела распространения вида в континентальной части РДВ. Число хромосом у вида на РДВ исследовано впервые. При анализе литературных указаний по числам хромосом у *G. odoratum* создается впечатление, что, возможно, существует особый восточноазиатский таксон из этого родства. Так, все указания, найденные нами в литературе, дают для *G. odoratum* число хромосом 2n = 44, редко 2n = 66 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1985, 1994, 1996, 2000; Агапова и др., 1993). Лишь однажды для «*Asperula odorata*» было указано число 2n = 22, полученное на материале из Кореи (Byung-Yun et al., 1996 — цит. по: Index…, 2003). Сходная ситуация описывалась, например, для сборного вида *G. mollugo* aggr. в Словакии: как выяснилось в ходе комплексных исследований, он был вполне обоснованно разделен на 2 вида — *G. mollugo* L. с 2n = 22 и *G. album* Mill. с 2n = 44 (Michalkova, Marhold, 1988). Во всяком случае, восточноазиатская часть общего ареала вида нам представляется более древней. Необходимы дальнейшие исследования *G. odoratum* в восточноазиатской части ареала.

Saxifragaceae

Saxigraga serotina* Sipl. (*S. cortusaefolia* auct.), **2n = 16 (Э. Р.). ПК, Хасанский р-н, п-ов Янковского, прибрежные скалы, 2004 г., № 9507, М. Колдаева.

Эндем (условный) южной части Приморского края, преимущественно прибрежноморской скальный вид, кальцефит. Описан с о-ва Фуругельма (ныне остров входит в Дальневосточный морской биосферный заповедник). Число хромосом исследовано у *S. serotina* впервые.

Scrophulariaceae

Scrophularia amgunensis* Fr. Schmidt, **2n = 40 (Э. Р.). ПК, Дальнегорский р-н, окр. г. Дальнегорска, верховье ключа Больничного, под скалами у подножья отвала датолитового рудника, 9 VI 2002, № 8969, Г. Гуларьянц.

Эндем РДВ (условный); не исключено, что он встречается также в прилегающих районах Китая и п-ова Корея. Скальный вид. Распространен по Амуру (очень спорадично), более обычен в южной части Приморского края, где он нередко выходит и на морское побережье. Число хромосом у вида определено впервые.

S. grayana Maxim. ex Kom., ***2n = 40** (Э. Р.). ПК: залив Петра Великого, побережье Уссурийского залива в 7 км от г. Артем, 9 X 2004, № 9531, В. Нечаев; Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, мыс Гамова, у дороги близ берега моря, 16 X 2004, № 9761, В. Чепинога.

Южноприморско-сахалино-южнокурильско-корейско-японский (циркумяпономорский) прибрежноморской (скально-луговой) вид. Описан из Японии. Число хромосом исследовано у вида в континентальной части побережья впервые. *S. grayana* и *S. amgunensis* — первые 40-хромосомные виды рода *Scrophularia* L. во флоре Приморского края, где до сих пор были известны только 80-хромосомные виды (*S. maximowiczii* Gorschk., *S. oldhamii* Oliv. = *S. buergeriana* Miq.). Однако следует отметить, что на Курильских островах (о-в Итуруп) и на о-ве Монерон близ южной оконечности Сахалина для *S. grayana* было получено диплоидное число хромосом 2n = 20 (наши данные). Это может свидетельствовать о том, что островная часть ареала *S. grayana* является более древней, чем окраина континента. Других данных по этому виду в литературе нет.

Veronica komarovii Monjuschko, **2n = 34** (Э. Р.). ПК, Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, сырой луг, 13 VIII 1992, № 7017, М. Смелик.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. На РДВ исследован впервые. До сих пор существовало лишь единственное определение хромосом у *V. komarovii*, относящееся к началу 1930-х годов — 2n = 34 (см.: Хромосомные..., 1969).

Solanaceae

Physalis franchetii Mast. (*P. glabripes* Pojark.), **2n = 24** (Э. Р.). ПК, залив Петра Великого, о-в Русский, бухта Боярин, морская терраса, близ северного мыса, закустаренный луг, 24 IX 1999, № 7935, Н. Пробатова.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид. Заходит в РФ на крайнем юге и юго-западе Приморского края, но известен и близ Хабаровска. В РФ этот вид нами исследован впервые. Для *P. franchetii* существовало несколько ранних определений хромосом: 2n = 24 (Хромосомные..., 1969), и это число наиболее обычное в крупном, преимущественно американском роде *Physalis* L.

Violaceae

Viola dactyloides Schult., **2n = 24** (Э. Р.). АО, Благовещенский р-н, 49-й км трассы Благовещенск—Бибиково, памятник природы «Сергеевский утес», 26 V 2004, № 9247, А. Шатохина.

Сибирско-дальневосточный лесной вид. Ранее *V. dactyloides* был исследован на РДВ в Приморском крае — в Приханковье, а также он исследован в Сибири (2n = 24 — см.: Пробатова и др., 2001, 2004). Других определений хромосом для вида в литературе не найдено. Тетраплоид (4x).

Vitaceae

Vitis amurensis Rupr., **2n = 38** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, дачный кооператив «Кипарис», опушка леса, 1998 г., № 7761, Н. Пробатова.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид, весьма обычный в южной континентальной части РДВ. Для него были известны немногочисленные определения хромосом, в том числе из Китая, также 2n = 38 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1985, 1998). На РДВ этот вид исследован впервые.

Благодарности

Авторы признательны С. В. Бабкиной, Е. В. Бурковской (Неупокоевой), Г. М. Гуларьянцу, М. Н. Колдаевой, А. Б. Мельниковой, В. М. Старченко, В. В. Чепиноге и другим коллегам за содействие в сборе материала для наших исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 01-04-49430, 04-04-49750).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Гурзенков Н. Н., Беркутенко А. Н., Стародубцев В. Н. Кариологические особенности некоторых крестоцветных (*Brassicaceae*) Колымского нагорья // Биол. проблемы Севера. VII симпоз. Ботаника: Тез. докл. Петрозаводск, 1976. С. 78—81.

Ильченко Т. П. Сравнительно-кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. 1973. № 6. С. 69—72.

Пробатова Н. С., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников, Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю. Кариологические исследования сосудистой флоры морских побережий и островов Дальнего Востока России // Растения в муссонном климате. III: Матер. 3-й Междунар. конф. «Растения в муссонном климате» / Под ред. С. Б. Гончаровой. Владивосток, 2003. С. 283—288.

Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э. Г. Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, *Violaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 85—124.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1209—1217.

Пробатова Н. С., *Рудыка Э. Г.*, *Соколовская А. П.* Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1584—1594.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 120—123.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.*, *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.*, *Рудыка Э. Г.*, *Шаталова С. А.* Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Пробатова Н. С., *Шатохина А. В.*, *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых цветковых растений Березинского биосферного заповедника (БССР) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 279—282.

Соловьева Л. В. Кариологические особенности и число хромосом у видов рода *Actinidia* Lindl. // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1084.

Фризен Н. В. Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск, 1988. 185 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Chromosome index to Korean native plants — 2004. Korean Plant Chromosome Research Center. 2004. 172 p.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by Ornduff R. // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.; Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.; Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.; Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.; Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.; Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.; Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.; Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.; Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.; Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.; Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.; Index to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

Michalkova E., *Marhold K.* Multivariantenanalyse von *Galium mollugo* agg. in der Slowakei (forlaufiger Stand) // Карпат. флора: Сб. докл. на междунар. раб. конф. СЭВ, Смоленице, 19—22 сент. 1988. Братислава, 1988. С. 78—81.

Majovsky J., *Murin A.*, *Ferakova V.*, et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska. Bratislava, 1987. 436 p.

Oginuma K., *Kato H.*, *Tobe H.* Chromosome base number of *Corylus* (*Betulaceae*): correction and evolution // Acta Phytotax. Geobot. 1998. Vol. 49. P. 99—104.

Probatova N. S., *Barkalov V. Yu.*, *Rudyka E. G.* Chromosome numbers of selected vascular plant species from Sakhalin, Moneron and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. by H. Takahashi, M. Ohara. Hokkaido University Museum, Japan. 2004. Vol. 1. P. 15—23.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile islands // Nat. Hist. Res., Special Issue N 7. P. 21—38. March 2000. [Chiba, Japan].

Teppner H. Zur Kenntnis der Gattung *Waldsteinia*. Inaugur. Dissert. Graz, 1968. 129 S.

SUMMARY

Chromosome numbers of 60 species of vascular plants from the Amur River basin and the Primorsky Territory (southern part of the Russian Far East) are presented, for 14 of them chromosome counts have been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora, and some invasive species.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 : 58 + 502.7

© В. И. Мельник

ГУГО ВИЛЬГЕЛЬМ КОНВЕНЦ (К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

V. I. MELNIK. HUGO WILHELM CONVENTZ (ON THE 150-YEARS ANNIVERSARY)

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. 295-04-80
Факс 295-26-49
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
Поступила 28.07.2004

20 января 2005 г. исполнилось 150 лет со дня рождения выдающегося немецкого ботаника и пионера охраны природы Гуго Конвенца.

Гуго Вильгельм Конвенц (Hugo Wilhelm Conwentz) родился 20 января 1855 г. в г. Данциге (Гданьске) в купеческой семье, происходившей из Голландии. В 1862—1873 гг. он учился в реальном училище в г. Данциге, после окончания которого поступил на естественно-исторический факультет Бреславского (Вроцлавского) университета. По окончании университета Гуго Конвенц был оставлен в нем в должности ассистента. Он специализировался в области палеоботаники, в которой позднее достиг больших научных высот.

В 1880 г. Г. Конвенц был назначен директором Западно-прусского провинциального музея в Данциге и проработал на этой должности четверть века. Благодаря разносторонней энергичной деятельности Конвенца, возглавляемый им музей стал крупным научным центром. Здесь родились и воплотились в жизнь первые природоохранные идеи Конвенца. Активной природоохранной деятельностью профессор Конвенц начал заниматься с 1887 г. В 1906 г. он возглавил первую в Европе Государственную комиссию по охране природы. В 1910 г. штаб-квартира этой комиссии была переведена из Данцига в Берлин. В связи с этим Конвенц покидает свой родной город и переезжает в столицу Германии.

Центральная организация возглавляемой Конвенцем комиссии располагалась в 7 залах помещения Берлинского ботанического музея. Один зал занимала библиотека, другой зал был оборудован под аудиторию, в которой читались лекции, проводились собрания, слушались научные доклады. Бюджет организации составлял 15 000 марок в год. Фонд библиотеки состоял из 3000 книг и 50 комплектов немецких и заграничных журналов.

Руководимая Г. Конвенцем Государственная комиссия по охране природы издавала периодические издания — «Очерки по охране памятников природы» (Beiträge zur Naturdenkmalpflege) и «Памятники природы, доклады и очерки». Первый журнал был предназначен для специалистов в области охраны природы. В период с 1907 по 1923 г. было опубликовано 9 томов. Второй журнал был научно-популярным и предназначался для широкого круга читателей. Автором многих публикаций в этих изданиях был Гуго Конвенц.

В целом в период с 1884 г. до смерти ученого, которая наступила 12 мая 1922 г., им были опубликованы 262 научные работы в области палеонтологии, ботаники, зоологии и охраны природы. Особый интерес представляют его монографические исследования о редких видах европейской флоры — *Taxus baccata*, *Pinus cembra*, *Sorbus torminalis*, *Betula nana*, *Trapa natans*.

Конвенц возродил введенный в научный обиход Александром Гумбольдом термин «памятник природы» и в 1900 г. опубликовал книгу об охране лесных деревьев как памятников природы. Эта книга стала классическим образцом для подобных публикаций в других странах Европы.

Привлечение внимания общественности к охране памятников природы было весьма актуальным для Европы того времени. В отличие от Северной Америки и России, высокая плотность населения Европы, ее индустриальное развитие и значительные изменения природной среды затрудняли создание национальных парков. Поэтому американский опыт создания национальных парков был не совсем приемлемым для европейского континента. Профессор Конвенц первым поставил вопрос о создании небольших по площади природно-заповедных территорий.

В 1904 г. Г. Конвенц опубликовал книгу «Die Gefährdung der Naturdenkmäler und Vorshläge zu ihrem Erhaltung» («Угроза памятникам природы и предложение по их сохранению»), которая была переведена на многие европейские языки. В 2000 г. она была издана в Киеве на русском языке под названием «Практика охраны памятников природы».

В 1904 г. Г. Конвенц передал текст этой книги в виде памятной записи в Министерство духовных, образовательных и медицинских дел Пруссии. На основании предложений Конвенца была создана Государственная комиссия по охране памятников природы, которую он сам и возглавил.

Благодаря усилиям Гуго Конвенца, помимо центрального, создавались провинциальные комитеты этой комиссии, которые получали субсидии от местных ландтагов. Каждый комитет состоял из 10—30 членов — географов, геологов, ботаников, зоологов. Советы или бюро комитетов заседали 10—20 раз в году. Одной из важнейших задач комитетов была инвентаризация и точная реестрация объектов, заслуживающих охраны. Для этого были разработаны детальные инструкции, которые в количестве 5000 экземпляров рассылались в каждую провинцию. Проводились картирование и фотографирование перспективных для заповедания памятников природы.

В 1908 г. был организован первый съезд представителей землевладельцев, на территориях которых располагались памятники природы, и с тех пор такие съезды начали проводиться ежегодно.

При активном участии Центрального комитета комиссий по охране памятников природы в Германии были утверждены законы о запрещении разрушения местностей, обладающих выдающимися ландшафтами, и об охране памятников природы.

В период деятельности профессора Конвенца в Германии было создано свыше сотни природно-заповедных территорий, в числе которых были болото Плаге с озером вблизи г. Бранденбурга (167 га), большой массив тиссового леса Цисбуш (18 га, свыше 30 000 особей тисса), болото Целад вблизи Кенигсберга (2360 га), местообитание *Betula nana* в Даброве, участок степной растительности вблизи г. Торунь, буковый лес вблизи г. Картуз, некоторые участки речных долин. Были созданы также памятники природы для охраны отдельных валунов и вековых деревьев.

Г. Конвенц много внимания уделял методам пропаганды охраны памятников природы, повышению их престижа в глазах местного населения. Он предлагал присваивать имена выдающихся людей вековым деревьям, что должно способствовать их охране, проводить уроки охраны природы в школах и в университетах.

Таким образом, вклад Гуго Конвенца в дело охраны природы был значительным и многогранным. Созданная им в Германии служба охраны природы была одной из первых в Европе. Она стала моделью управления природно-заповедными территориями и примером для других стран Европы.

Одним из главнейших мотивов охраны природы, согласно Г. Конвенцу, является патриотизм, любовь к своей Родине. Как отмечает американский исследователь истории охраны природы в Германии О. Доминик (1997), «связь между нацией и „Natursиutz" была в представлении Конвенца такой сильной, что он отвергал международные инициативы по охране природы. Как представитель Германии на конференции по охране природы в 1913 г. в Берне он настаивал, что охрана природы является частью защиты родины и, таким образом, становится национальной, а не международной задачей. После этого он торпедировал все попытки согласованных международных акций». Несмотря на это, природоохранная деятельность Конвенца имела огромное международное значение. Его труды при жизни автора издавались не только на родине, но и в Великобритании, Швейцарии, Норвегии, Дании, Нидерландах, России, Финляндии, Чехии, США. Он выступал с научными докладами в Стокгольме, Упсале, Лунде, Гетеборге, Утрехте, Копенгагене, Вене, Лондоне, Париже, Праге, Берне, Тифлисе (Тбилиси) и имел огромное влияние на развитие природоохранного движения в странах Европы и Северной Америки. В 1895 г. Г. Конвенц побывал в Санкт-Петербурге, где в Лесном институте его принимал академик И. П. Бородин. В 1913 г. он выступал с докладом «Об охране памятников природы вообще и на Кавказе в частности» на XIII съезде русских естествоиспытателей и врачей. Его природоохранные идеи оказали большое влияние на И. П. Бородина, В. И. Талиева, Г. А. Кожевникова и других выдающихся пионеров охраны природы в России и в Украине. Выдающийся польский ботаник А. Шафер (Szafer, 1924), подчеркивая международное значение природоохранной деятельности Конвенца, писал: «Конвенц принадлежит к тем уникальным ученым, идеи которых еще при жизни были признаны не только на его родине, но и во всем цивилизованном мире на обоих полушариях Земли».

СПИСОК РАБОТ О ЖИЗНИ И ПРИРОДООХРАННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГУГО КОНВЕНЦА

Борейко В. Е. Пионер охраны природы Германии Гуго Конвенц и его легендарная книга // Гуго Конвенц. Практика охраны памятников природы. Киев, 2000. С. 5—9.

Брызгалин Г. Современное положение охраны природы в Германии // Охрана природы. 1929. № 4. С. 116—122.

Десятова-Шостенко Н. Дещо про охорону природи на Заході // Вісник природознавства, 1927. № 3—4. С. 1—8.

Доминик Р. Антимодернизм, национализм, романтизм, мораль и религия в природоохранном движении Германии начала XX века // Любовь к природе. Материал Международной школы-семинара «Трибуна»—6. Киев, 1997. С. 26—46.

Мельник В. І. Історія становлення та розвитку природоохоронних ідей в XIX—на початку XX століття // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія. 2003. № 13. С. 103—107.

Хроника // Известия Кавказского отдела Императорского Русского географического общества. 1913. Т. 22. Вып. 3. С. 63—73.

Szafer W. Hugo Conventz // Ochrona Przyrody. 1924. R. 4. S. 114—115.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© А. Д. Михеев,[1] И. Г. Орлова[2]

ДЖАНТЕМИР СОСРЕНОВИЧ ДЗЫБОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

A. D. MIKHEEV, I. G. ORLOVA. DSHANTEMIR SOSRENOVICZ DSYBOV
(TO THE 70TH BIRTHDAY)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Теле/факс (8793) 321762
E-mail: stbot@yandex.ru
[2] Ставропольский государственный университет
355000 Ставрополь, ул. Пушкина, 1
Тел/факс (8652) 35-40-33
E-mail: kunigev@stavsu.ru

Поступила 29.12.2005

Д. С. Дзыбов — известный ученый, геоботаник и агроном, основатель метода агростепей.

Ключевые слова: геоботаника, агростепи, охрана природы, Карачаево-Черкессия, Ставрополье.

В 2005 г. исполнилось 70 лет со дня рождения Джантемира Сосреновича Дзыбова — известного ученого, заведующего отделом лугового и полевого кормопроизводства Государственного научного учреждения ГНУ «Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (СНИИСХ)» Российской академии сельскохозяйственных наук (РАС-ХН), доктора биологических наук, профессора, действительного члена Адыгейской Международной академии наук (отделение биологическое). На Ставрополье, в Карачаево-Черкессии, Южном Федеральном округе его хорошо знают как специалиста в области агрофитоценологии, луго- и степеведения, экологии, этноботаники, общей биологии и сельского хозяйства, природоохранной деятельности, как организатора различных проектов и популяризатора эколого-ботанических знаний. Д. С. Дзыбов — один из активных ученых-лекторов — регулярно читает лекции в Ставропольском государственном аграрном университете, Южно-Российском гуманитарном университете и других вузах края. Пропагандист научных знаний по проблемам экологии и природопользования в печати, на радио и телевидении, производственных семинарах. Труды ученого отмечены медалями «За трудовое отличие» и «За заслуги перед Ставропольским краем», тремя грамотами губернатора Ставропольского края, тремя медалями ВДНХ, в том числе в 2004 г. за разработку метода агростепей. За многолетнюю работу он удостоен почетной грамоты Россельхозакадемии, Министерства сельского хозяйства Ставропольского края.

Д. С. Дзыбов родился 5 октября 1935 г. в ауле Адыге-Хабль Карачаево-Черкесской республики в крестьянской семье. Познав с детства крестьянский труд, пребывая в окружении живописной грандиозной панорамы Центрального Кавказа, Джантемир Сосренович навсегда сохранил любовь к родной природе, глубокий интерес, стремление к познанию ее законов.

Но путь Д. С. Дзыбова в науку не был прямым и легким, как и у многих других молодых людей того поколения, на долю которых выпало прежде всего восстановление разрушенного войной народного хозяйства. Ремесленное училище, работа электромехаником в станицах и хуторах Ростовской обл., военная служба дисциплинировали его жизненный путь. Среднее образование он получил в вечерней школе рабочей молодежи. Затем в 1960—1965 гг. учился на факультете естествознания Калужского государственного педагогического института им. К. Э. Циолковского. В 1965—1970 гг. работал учителем средней школы в Хабезском и Адыге-Хабльском районах Карачаево-Черкессии.

Подготовку к научной работе проходил в очной аспирантуре лаборатории интродукции растений СНИИСХ (Ставропольский ботанический сад). Диссертационная работа «Горно-луговая растительность Передового и Главного хребтов в пределах Карачаево-Черкесской автономной области», выполненная под руководством известного ученого В. Г. Танфильева, была успешно защищена в Ростовском государственном университете в 1974 г. Позднее, в 1996 г., состоялась защита докторской диссертации в Москве, в Главном ботаническом саду Российской академии наук (ГБС РАН) на тему «Эколого-ценотические основы ускоренного восстановления степных экосистем Центрального Предкавказья», актуальность и научно-практическая значимость которой были особо отмечены в Бюллетене Высшей аттестационной комиссии Российской Федерации (ВАК РФ).

Творческий путь ученого в СНИИСХ в течение 35 лет неустанного труда был весьма плодотворным. Он прошел все ступени роста исследователя от младшего научного сотрудника до заведующего отделом.

В 1988 г. избран по конкурсу директором Ставропольского ботанического сада СНИИСХ, где проработал в этой должности до 1997 г. При его руководстве Ботанический сад получил статус научного учреждения, спасший его от «разбазаривания» земельных угодий.

Главной заслугой, принесшей ученому особую известность в нашей стране и за рубежом, была разработка теоретических и технологических основ метода агростепей (1974 г.), который, по свидетельству ряда крупных современных фитоценологов, впервые открывает возможность реально решать глобальные проблемы современного аграрно-индустриального общества: борьба с опустыниванием земель и сохранение биоразнообразия путем активного воспроизводства флористических и ценотических ресурсов высокими темпами, в 40—50 раз превышающими время самовосстановления экосистем — степей, лугов, прерий и др. естественным путем, силами самой природы. Агростепи — это искусственно воссозданные путем посева в подготовленную почву сложных естественных смесей семян, собранных с целинных участков. «Агро» означает, что в данном методе использованы сельхозмашины и что степи рукотворные, но сходны с настоящими степями по основным признакам (те же доминанты, вертикальное строение, число ярусов, урожайность с единицы площади, кормовое достоинство и т. д.), отличие от целины — возраст, освоенность почвенной толщи корневыми системами.

Хотя юбиляр называет себя скромно (геоботаник гор и степей Северного Кавказа, фитоценолог-экспериментатор), на самом деле значимость его работ выходит далеко за рамки региона и имеет общебиологическое значение.

Д. С. Дзыбову принадлежат 3 авторских свидетельства по данной проблеме и много рационализаторских предложений. Метод, им разработанный, успешно применен на нарушенных землях юга России и в других регионах.

Особая забота ученого — подготовка научной смены, под его руководством выросли 8 кандидатов и 1 доктор наук за период с 1997 по 2004 г.

Автор свыше 230 работ, в том числе 4 монографий, посвященных флоре и растительности Северо-Кавказского региона, их ускоренному восстановлению, рациональному использованию в лугово-пастбищном хозяйстве и охране. Многолетние экспедиционные исследования Д. С. Дзыбова легли в основу создания сети ботанических заказников Ставрополья и Карачаево-Черкессии. Результаты исследования ученого вошли в капитальные труды «Красная книга Ставропольского края» (2001 г.), монографии: «Основы биологической рекультивации нарушенных земель» (2003 г.), «Медоносные растения Ставрополья» (1990 г.), рекомендации: «Метод агростепей. Ускоренное восстановление природной растительности» (2001 г.) и др.

Д. С. Дзыбов — член Центрального совета ботанических садов России, председатель Регионального совета ботанических садов Северного Кавказа с 1988 г. Под его руководством за этот период проведены 22 научные и научно-практические конференции на региональном и международном уровнях. Член ученого совета СНИИСХ, научный эксперт и член Совета по защите кандидатских и докторских диссертаций в Кубанском аграрном университете (с 1999 г. по настоящее время). Избирался членом ученого совета Ставропольского краеведческого музея им. Прозрителева-Праве. Таков круг других, и немалых, обязанностей в деятельности этого незаурядного человека.

Профессор Д. С. Дзыбов пользуется заслуженным авторитетом в коллективе Ставропольского НИИСХ и других научных учреждениях края, региона и Российской Федерации.

Доброжелательное отношение к друзьям и коллегам по работе, открытость, желание всегда прийти на помощь, честность исследователя и принципиальность в соблюдении гражданских и этических норм, общительность, твердость слова во всех жизненных ситуациях, скромность и непритязательность — черты ученого-патриота.

Д. С. Дзыбов полон сил и творческих замыслов. Пожелаем ему доброго здоровья и дальнейших успехов в его плодотворной деятельности!

1974. Горно-луговая растительность Передового и Главного хребтов в пределах Карачаево-Черкесской автономной области // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 28 с.

К познанию растительности горы Кынырчат в верховьях Теберды // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. во вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 128—130. (Совместно с Л. Н. Петровым, М. Т. Куприченковым, С. В. Беликовой, Н. С. Пищугиной).

Путеводитель ботанической экскурсии в горные районы Ставропольского края // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 285—306. (Совместно с В. В. Скрипчинским).

Экологическая оценка высокогорных лугов Кубано-Лабинского междуречья // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 107—108.

1975. Как определять растения // Сорные растения Ставропольского края: Тр. СНИИСХ. Ставрополь. Вып. 32. С. 47—58.

Применение почвенно-геоботанического метода для обоснования почвозащитных мероприятий на отгонных пастбищах Чапалы (Передовой хребет) // Тр. СНИИСХ. Ставрополь. Вып. 20. С. 245—255.

1976. К методике исследования почвенного профиля на склонах // Почвоведение: Тр. СНИИСХ. Ставрополь. Вып. 30. С. 38—45.

К охране степных и луговых целин Карачаево-Черкессии // Охраны среды и рациональное использование растительных ресурсов. Кн. 2. М.: Наука. С. 26—28.

Метод определения площади основания растений // Бот. журн. Т. 61. № 12. С. 1762—1768.

Метод ускоренного воссоздания травянистых сообществ // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Экспериментальная биогеоценология и агроценозы» (Ростов-на-Дону, 13—15 июня 1979 г.). М. С. 129—131.

1979. Вадим Гаврилович Танфильев (к 75-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 64. № 9. С. 1349—1353.

Доминанты и видовая насыщенность степей и горных лугов Ставропольского края // Изв. Северокавказ. науч. центра высш. школы. Естественные науки. Вып. 1. С. 99—103. (Совместно с В. Г. Танфильевым и Ю. А. Дударем).

Опыт восстановления целинной растительности посевом сложной природной травосмеси семян // Конструирование и создание высокопродуктивных агроценозов: Сб. науч. работ. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. С. 99—105.

Особенности зарастания природных обнажений в районе обсерватории АН СССР в Карачаево-Черкессии // Тез. докл. на VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». Свердловск. С. 16.

О нахождении *Agrotrigia* Tzvel. в Карачаево-Черкессии // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь. Вып. 3. С. 107—110. (Совместно с В. Г. Танфильевым).

1982. Из опыта биологической рекультивации известнякового карьера естественной травосмесью // Сб. науч. тр. «Растения и промышленная среда». Свердловск. С. 90—96.

Краткая программа экспериментальных работ по восстановлению травянистых биогеоценозов методом посева многовидовых естественных смесей семян // Сб. науч. работ «Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем». М. С. 80—82.

1983. Вадим Гаврилович Танфильев (к 80-летию со дня рождения и 55-летию научной деятельности) // Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов: Тр. СНИИСХ. Ставрополь. С. 176—189.

К стратегии охраны редких видов растений и растительных сообществ в районах развитого земледелия и животноводства // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск. С. 28—36.

Основы создания поликомпонентных сенокосно-пастбищных фитоценозов-агростепей и агролугов // Матер. III Всесоюз. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск. С. 53—59.

1984. Восстановление естественных сообществ // Растительные ресурсы (Северного Кавказа). Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. Ч. 2. С. 149—163.

Высокогорные луга Ставропольского края // Растительные ресурсы (Северного Кавказа). Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. Ч. 2. С. 91—123.

Использование и улучшение пастбищ Западного Прикаспия (рекомендации). М. С. 3—38. (Совместно с Ю. И. Деминым, П. А. Шкарупеловым и др.).

Контурно-буферно-полосной способ улучшения естественных кормовых угодий // Кормопроизводство. № 12. С. 23—26. (Совместно с Л. И. Желнаковой и А. Е. Мягковым).

Рекомендации по улучшению горных лугов Карачаево-Черкессии. Черкесск. 25 с. (Совместно с В. Н. Ходаревым, Ю. Ю. Хакуновым и др.).

Степи Ставропольского края // Растительные ресурсы (Северного Кавказа). Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. Ч. 2. С. 47—59. (Совместно с В. Г. Танфильевым).

Ступени экологических шкал альпийских лугов Северо-Западного Кавказа // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей». М.: Изд-во Апатиты. С. 9—10.

1985. К прогнозированию долговечности восстановленных травянистых сообществ (агростепей) // Бюл. ГБС. Вып. 136. С. 9.

К созданию «портретных» моделей естественных биогеоценозов-агростепей // Антропогенные процессы в растительности. Уфа. С. 126—133.

Охрана окружающей среды // Система ведения сельского хозяйства Шпаковского района (рекомендации). Ставрополь. С. 157—159. (Совместно с А. Ю. Раковым и А. Т. Бобровым).

Улучшение и рациональное использование естественных кормовых угодий // Система ведения сельского хозяйства Шпаковского района (рекомендации). Ставрополь. С. 78—82. (Совместно с Е. И. Рябовым, Л. И. Желнаковой, С. И. Воронковым).

Типы нарушенных земель Ставропольского края и методы их рекультивации // Растения и промышленная среда. Свердловск. С. 115—123. (Совместно с А. П. Сюриным).

1986. Медоносы лесных полос // Пчеловодство. № 5. С. 15. (Совместно с Я. Т. Чащиным).

Освоение овражно-балочных земель под сенокосы и пастбища в лесостепной и степной зонах (рекомендации). М.: Агропромиздат. 144 с. (Совместно с А. Г. Рожковым, И. А. Черкасовым, И. М. Овчинниковым и др.).

Разнотравье и медосбор // Пчеловодство. № 12. С. 7—8. (Совместно с Я. Т. Чащиным).

Ускоренное восстановление эродированных кормовых угодий посевом сложных естественных травосмесей (методические указания). Ставрополь. 37 с. (Совместно с Л. И. Желнаковой, А. М. Брусневым, Н. Б. Куприяновой).

1988. Интродукция растительных сообществ — один из эффективных путей ускоренного воспроизводства фитоценофонда степной зоны // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Проблемы интродукции растений в степной зоне Европейской части СССР». Ростов-на-Дону: Изд-во Южгеология. С. 2.

Исследователь флоры и растительности Ставрополья и Молдавии Виктор Никанорович Кононов // Матер. по изуч. Ставропольского края. Ставрополь. Вып. 15—16. С. 418—421. (Совместно с В. В. Савельевой).

Лугопастбищное кормопроизводство // Рекомендации по системам ведения сельского хозяйства в Ставропольском крае. Ч. II. Система земледелия. М. С. 93—98.

Об усилении позиции сорной флоры в районах традиционного овцеводства на Ставрополье // Тез. Всесоюз. совещ. «Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности». Ижевск. С. 189—190. (Совместно с Л. И. Поляковой и В. С. Власовой).

О ценоцидном эффекте и его проявлении в культурных фитоценозах // Тез. Всесоюз. совещ. «Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности». Ижевск. С. 83—84. (Совместно с Н. Б. Куприяновой и М. М. Меремкуловым).

Сохранение природной растительности // Рекомендации по системам ведения сельского хозяйства в Ставропольском крае. Ч. III. Система животноводства. М. С. 33—35.

Флорист и геоботаник Вадим Гаврилович Танфильев // Материалы по изучению Ставропольского края. Ставрополь. Вып. 15—16. С. 421—422.

1989. Процессы опустынивания в Западном Прикаспии и научные основы восстановления кормового потенциала пастбищ // Прикаспийский район. Проблемы социально-экономического развития. М. Т. 4. С. 256—261.

Состояние и меры интенсификации лугопастбищных хозяйств // Система ведения сельского хозяйства Андроповского района (рекомендации). Ставрополь. С. 53—56. (Совместно с М. Э. Адиловым, Н. Б. Куприяновой, В. А. Филоненко, Н. С. Дыбой).

Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* L. // Тр. зоол. ин-та. Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Т. 189. С. 227—229.

1990. Актуальные вопросы восстановления флористически богатых естественных экосистем // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия: XII Объединенный пленум советских республиканских комитетов по программе ЮНЕСКО. Фрунзе: Изд-во Илим. С. 38—39.

Географический анализ видов рода *Astragalus* (*Fabaceae*) Крымско-Новороссийской провинции и их флористические связи // Бот. журн. Т. 75. № 2. С. 170—180. (Совместно с О. Н. Дубовик).

Медоносные растения Ставрополья. Ставрополь: Книжное изд-во. 90 с. (Совместно с Я. Т. Чащиным).

1991. О формировании фитоценотического режима в экосистемах с доминированием травянистых растений // Бюл. ГБС. Вып. 162. С. 32—36.

Пути восстановления поликомпонентных естественных экосистем // Тез. докл. IV Междунар. конгресса Европейско-Средиземноморского отд. Междунар. ассоц. бот. садов «Роль ботанических садов в современном урбанизированном мире» (22—29 апреля 1991 г., Тбилиси). Тбилиси. С. 111.

Редкие виды семейства *Poaceae* в Ставропольском крае, пути их охраны и активного воспроизводства генофонда // Тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. «Систематика и эволюция злаков». Краснодар. С. 30—31.

Эколого-ценотические основы ускоренного восстановления травяной растительности на опустыненных землях // Вестн. Россельхозакадемии. Вып. 11. С. 113—117.

1993. Использование медового взятка // Пчеловодство. № 3. С. 18—19. (Совместно с Я. Т. Чащиным).

1994. К сохранению и воспроизводству флористического и ценотического разнообразия степей // Докл. на Пленар. засед. Междунар. науч. конф. «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе. Вопросы теории и практики». Краснодар: Изд-во КубГАУ. С. 16—18. (Совместно с И. Г. Орловой).

1995. Основы биологической рекультивации нарушенных земель (методические указания). Ставрополь. 60 с.

1996. Эколого-ценотические основы ускоренного восстановления травяной растительности Центрального Предкавказья // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 40 с.

1997. Научные экспедиции Ставропольского ботанического сада // Бюл. ГБС. Вып. 175. С. 151—154.

1998. Об особой охране доминантов коллекций живых растений в ботанических садах и природных резерватах // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. «Коллекционный фонд фауны и флоры Северного Кавказа и проблемы его сохранения». Ставрополь. С. 22—23. (Совместно с И. Г. Орловой).

От пассивных форм природоохранной работы — к стратегии активного воспроизводства биологического разнообразия в степях Евразии // Матеріали меіжнародноі науковоі конференціі, присвяченоі 100-річчю заповідания асканійского степу «Актуальні питання збереження і відновлення степових екосистем» (Аскания-Нова, 21—23 мая 1998 г.). Аскания-Нова. С. 169—171.

Перспективы использования коллекции интродуцентов в воссоздаваемых методом агростепей сообществах // Матер. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения академика Н. В. Цицина «Проблемы интродукции и отдаленной гибридизации». М. С. 53—55. (Совместно с И. Г. Орловой и Т. Ю. Денщиковой).

Эксперимент — в основу будущего степей // Степной бюллетень. Новосибирск. Вып. 1. С. 16—17.

1999. Об экологических пределах интродукции травяных сообществ // Матер. II Междунар. науч. конф. «Биологическое разнообразие и интродукция растений» (20—23 апреля 1999 г., С.-Петербург). С.-Петербург. С. 155—158.

Основы теории и технология ускоренного восстановления травяных экосистем в семиаридных районах земли // Матер. Междунар. науч. конф. «Опустынивание и деградация почв». М.: Изд-во МГУ. С. 447—448.

Потенциал и пути воссоздания интразональной растительности области «дождевой тени» на Северном Кавказе // Матер. докл. на Кавказском симпозиуме «Горные растительные ресурсы: теория и прогноз освоения и воспроизводства» (20—23 сентября 1999 г., Махачкала-Гуниб). Махачкала. С. 6—8.

2000. Генезис, хозяйственная и экологическая значимость флоры и растительности в междуречье Белой и Урупа на Северо-Западном Кавказе // Матер. IV Науч.-практ. конф. Майкопского гос. технолог. ун-та «Организмы, популяции, экосистемы». Майкоп. С. 25—27.

Биогеоценотические основы ускорения генезиса черноземов и торможения их деградации в Центральном и Северо-Западном Предкавказье // Матер. 1-й Междунар. науч. конф. «Деградация почвенного покрова и проблемы агроландшафтного земледелия». Ставрополь: Изд-во СтавГАУ. С. 319—320.

Биоразнообразие в аспекте морфофизиологического анализа развития растений // Тез. докл. на III Междунар. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». Нальчик. С. 21—23. (Совместно с И. Г. Орловой).

Ковыль каспийский — *Stipa caspica* C. Koch, Ковыль кавказский — *Stipa caucasica* Schmalh., Ковыль опушеннолистный — *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., Ковыль перистый — *Stipa pennata* L., Ковыль красивейший — *Stipa pulcherrima* C. Koch, Ковыль сарептский — *Stipa sareptana* A. Beck, Ковыль украинский — *Stipa ucrainica* P. Smitn. // Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. I. Растения / Отв. ред. А. Л. Иванов. Ставрополь: Полиграфсервис. С. 315—321.

Метод агростепей. Ускоренное восстановление природной растительности (методическое пособие). Саратов: 50 с.

Научные основы ускоренного восстановления деградированных пастбищ юга России // Проблемы мелиорации и орошаемого земледелия юга России. М. С. 417—427.

Начальные стадии демутации вскрышных пород буроугольных месторождений в предгорьях Карачаево-Черкессии // Экология. № 4. С. 97—101. (Совместно с Т. Ю. Денщиковой).

2001. Астрагал Хеннинга — *Astragalus henningii* (Stev.) Klok. // Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. I. Растения. Ставрополь: Полиграфсервис. С. 178. (Совместно с В. Н. Белоусом, В. Г. Данилевич, Ю. А. Дударем и др.).

2002. Агростепные газоны — новое направление в зеленом строительстве урбанизированных агломераций // Матер. 2-й Междунар. науч. конф. «Эволюция и деградация почвенного покрова» (Ставрополь, 17—19 сентября 2002 г.). Ставрополь: Изд-во СтавГАУ. Т. 1. С. 22—25. (Совместно с Л. М. Бугиновой).

К познанию биоразнообразия экотонных систем Центрального Ставрополья // Вестн. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 5. Нальчик. С. 70—71. (Совместно с И. Н. Диденко и С. Х. Шхагапсоевым).

О некоторых принципиальных основах сохранения биоразнообразия Земли активными методами его воспроизводства // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия. Ростов-на-Дону. С. 87—91.

Роль скотобойных троп субальпийских и альпийских лугов Центрального Кавказа // Кормопроизводство. № 5. С. 31—32.

Флора Куба-Табинской возвышенности Кабардино-Балкарии как источник для агростепей // Вестн. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 5. Нальчик. С. 50—52. (Совместно с М. Х. Кожоковым и С. Х. Шхагапсоевым).

Экологическая реставрация степных пастбищ методом агростепей // Кормопроизводство. Вып. 4. С. 27—32.

2003. Для чего и как создавать агростепи // Агроэкологический вестник. М.: Изд-во Росинформагротех. № 2—3. С. 10—13.

Зональные и вторичные бородачевые степи Ставрополья (монография). Ставрополь: Книжное изд-во. 236 с. (Совместно с Н. Г. Лапенко).

К теории и практике насыщения осей экологических ниш нарушенных экотопов повышенным фиторазнообразием // Матер. IV Междунар. науч. конф. «Промислова ботаника: стан та перспективи розвитку» (Донецк, 17—19 версеня). Донецк. С. 24—26.

Мониторинг растительного покрова субаридных территорий — основа эффективного контроля опустынивания и управления продукционным процессом на пастбищах // Рациональное природопользование и сельскохозяйственное производство в южных регионах Российской Федерации. М. С. 445—450.

Основы биологической рекультивации нарушенных земель (монография). Ставрополь: Книжное изд-во. 168 с. (Совместно с Т. Ю. Денщиковой).

Рядом и вдали // Человек, ученый, патриот (к 85-летию со дня рождения А. А. Никонова). Ставрополь. С. 82—88.

2004. Базовые принципы метода ускоренной экологической реставрации степей // Матер. Междунар. конф., посвящ. 15-летию заповедника «Оренбургский» «Заповедное дело: проблемы охраны и экологической реставрации степных экосистем». Оренбург. С. 59—60.

Вадим Гаврилович Танфильев (1903—1905 гг.). Вехи жизни и научного творчества // Растительные ресурсы юга России. Ставрополь. С. 7—10.

Краткий очерк истории геоботанических исследований в Ставропольском НИИ сельского хозяйства // Растительные ресурсы юга России. Ставрополь. С. 10—17.

Опыт анализа биоразнообразия растительности современного агроландшафта и пути его повышения методом агростепей // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. IV Междунар. научн. конф. Нальчик. С. 113—116. (Совместно с М. Х. Кожаковым).

Особенности семенной продуктивности некоторых представителей дикорастущей флоры Центрального Предкавказья и воссоздание степных экосистем // Изв. МСХА. Вып. 1. С. 152—156. (Совместно с И. Г. Орловой и Б. С. Родионовым).

Профессор Иван Степанович Белюченко и его роль в научной жизни Регионального совета ботанических садов Северного Кавказа // Экологические проблемы Кубани. № 25. Краснодар. С. 17—26.

2005. Ботанические сады — центры разработки научных и научно-практических основ флористического и ценотического разнообразия регионов // Матер. Междунар. конф., посвящ. 60-летию Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН «Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов» (5—7 июля 2005 г., Москва). М. С. 160—162.

Воспроизводство растительных ресурсов в геометрической прогрессии — основа реальной охраны биоразнообразия и устойчивого развития ноосферных ландшафтов в III тысячелетии // Экол. вестн. Северного Кавказа. Т. 1. № 1. С. 15—20.

Естественные кормовые угодья // Основы систем земледелия Ставрополья: Учебник для вузов. Ставрополь. С. 405—411.

Метод агростепей // Там же. С. 411—417.

О некоторых последствиях строительства в агроландшафте долговременной автомагистрали // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы борьбы с засухой». Т. 1. Ставрополь. С. 392—401.

Основы методологического и активного влияния ООПТ на воспроизводство биоразнообразия в аграрно-индустриальном ландшафте // Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Центрально-Черноземного заповедника «Изучение и сохранение природных экосистемных заповедников лесостепной зоны» (22—26 мая 2005 г., пос. Заповедный, Курская обл.). Курск. С. 71—74.

О сущности понятий «биоразнообразие» и «биологизация» агроландшафтов // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы борьбы с засухой». Ставрополь. Т. 1. С. 384—389.

Памяти профессора В. Г. Сидоренко // Экологический вестник Северного Кавказа. Т. 1. № 1. С. 100—107.

Экология агроландшафтов // Основы систем земледелия Ставрополья: Учебник для вузов. Ставрополь. С. 453—462.

УДК 581 (092) : 001 (091)

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© И. И. Кикнадзе,[1] Л. И. Орёл,[2] И. К. Захаров[1]

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ИВАНА ДМИТРИЕВИЧА РОМАНОВА (1906—1980)

I. I. KIKNADZE, L. I. OREL, I. K. ZAKHAROV.
ON THE 100TH ANNIVERSARY OF IVAN DMITRIEVICH ROMANOV (1906—1980)

[1] Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, пр. Акад. Лаврентьева, 10
Факс (383) 3331278
E-mail: zakharov@bionet.nsc.ru
[2] Санкт-Петербург

Поступила 15.11.2005

Исполнилось 100 лет со дня рождения доктора биологических наук, профессора Ивана Дмитриевича Романова — известного ботаника-морфолога, специалиста в области эволюционной цитоэмбриологии растений, педагога. Научные исследования И. Д. были связаны с изучением индивидуального и исторического развития женского и мужского гаметофита (зародышевого мешка) и пыльцы цветковых растений.

И. Д. Романов родился 9 апреля (27 марта по старому стилю) 1906 г. в Торжке Тверской губернии в семье служащего Земской управы Дмитрия Романова. Семья имела земельную собственность в дер. Митино под Торжком. В Митино и в Торжке прошли детские и юношеские годы И. Д.

Мать И. Д., урожденная Покровская, учительствовала в сельской школе, а затем после смерти мужа, последовавшей в 1916 г., работала машинисткой в военном учреждении г. Торжка с 1917 по 1937 г.

После окончания средней школы в 1922 г., по настоянию матери, И. Д. поступил в педагогический техникум, а после его окончания — с 1924 по 1926 г. работал учителем в средней школе в Торжке.

В 1926 г. И. Д. поступил в 1-й Московский государственный университет на биологическое отделение физико-математического факультета, который окончил в 1931 г. по специальности «Высшие растения». Его учителями были крупнейшие ботаники своего времени, профессора М. И. Голенкин и К. И. Мейер.

Когда И. Д. проходил производственную практику в Ташкенте в 1930 г., он был зачислен научным сотрудником Цитолого-анатомической лаборатории Центральной селекционной станции Всесоюзного института хлопководства (Союз НИХИ). В 1935 г. И. Д. был назначен заведующим этой лабораторией. В Ташкенте с 1932 г. он преподавал в Средне-Азиатском государственном университете им. В. И. Ленина (САГУ), где читал курс эмбриологии растений. В 1938 г. он полностью переходит на работу в САГУ на должность доцента, а в 1944 г. его назначают заведующим кафедрой морфологии и анатомии растений этого университета. В 1940 г. в САГУ И. Д. защищает кандидатскую диссертацию на тему «Изменчивость и направление эволюции зародышевого мешка в роде *Gagea*». Докторскую диссертацию на тему «Эволюция зародышевого мешка цветковых растений» он защищает также в САГУ в 1945 г. В ученом звании профессора по кафедре морфологии и анатомии растений И. Д. был утвержден в 1946 г. В Средне-Азиатском госуниверситете он читал курсы «Морфология и анатомия растений», «Эмбриология растений», «Цитология», «Биометрика», «Дарвинизм».

После печально знаменитой августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. уже через месяц, 23 сентября, И. Д. был отстранен от должности заведующего кафедрой и восстановлен в должности только в 1951 г.

Важным, хотя и кратковременным, периодом в жизни И. Д. была работа в Сибирском отделении Академии наук СССР. Он был одним из первых сотрудников создававшегося в марте 1957 г. Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО АН СССР. В то время в ИЦиГ в Академгородке под Новосибирском по приглашению директора-организатора Н. П. Дубинина собралась представительная группа генетиков и селекционеров растений, среди которых были П. К. Шкварников, А. Н. Лутков, В. Б. Енкен, З. С. Никоро, Ю. П. Мирюта.

На долю И. Д. выпала особая миссия — с октября 1957 г. он был назначен заведующим отделом физических, химических и цитологических основ наследственности (ОФХЦОН) ИЦиГ СО АН СССР, в котором было образовано 2 группы. В одну из них входили цитологи и физики (ее возглавлял сам И. Д.), во главе второй группы стоял Р. И. Салганик, объединявший немногочисленных тогда биохимиков. Изучение цитологических основ наследственности в процессе дифференцировки клеток было главной задачей цитологической группы. И. Д. исследовал закономерности дифференциации клеток при образовании зародышевого мешка у покрытосеменных растений, И. И. Кикнадзе — функциональную организацию хромосом (как основу дифференциальной активности генов), Н. Б. Христолюбова — изменение ультраструктуры клеток в онтогенезе.

Условия для научной работы в то время были спартанскими. Вначале все сотрудники ИЦиГ СО АН СССР размещались в одной комнате на третьем этаже огромного здания на ул. Советской, д. 20, где располагалось все создающееся Сибирское отделение АН СССР. К весне 1958 г. Институт получил уже половину второго этажа этого здания и ОФХЦОН разместился в 3 комнатах. В одной, самой большой комнате были рабочие места для всех цитологов, а также были отгорожены 2 маленьких «закутка» — кабинет для заведующего и фотобокс. Вторую комнату занимали биохимики, третью — физики. К этому времени с большим трудом удалось получить некоторое оборудование — микроскопы МБИ-3, микротомы, термостаты и другое оборудование — и научная работа поистине закипела.

В исследовательской работе И. Д. был педантичным и чрезвычайно требовательным к себе. Он никогда не стремился прямо влиять на научных сотрудников. И. Д. с интересом просматривал вместе с сотрудниками цитологические препараты и обсуждал полученные результаты.

И. Д. был очень необычным и оригинальным человеком. Его высокая статная фигура, сдержанная манера общения, свойственная ему привычка постоянно носить тюбетейку — все это, безусловно, привлекало к себе внимание. Особенно отличала И. Д. высокая эрудированность в биологии. Он очень хорошо знал классическую биологию и стремился также вникнуть в новейшие достижения цитологии, которые в 1960-е годы были значительными: формировалось представление о ДНК как основе строения хромосом, были открыты клеточные мембраны как главные структурные элементы клетки и т. д. В ОФХЦОН каждую неделю проходили семинары с подробными обзорами новинок научной литературы. Его привлекали и философские аспекты биологии. Он активно участвовал в работе институтского методологического семинара по философским проблемам биологии.

В январе 1961 г. И. Д. оставил Новосибирск и переехал в Ленинград, где принял приглашение П. М. Жуковского о переходе во Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). И. Д. пришел в ВИР сформировавшимся ученым, эмбриологом растений с мировым именем. Экземпляр его докторской диссертации, который хранится в Ленинской библиотеке в Москве, уже в то время был зачитан эмбриологами до такой степени, что рассыпался на отдельные листочки.

Восстановление цитологической лаборатории было инициировано директором ВИР Жуковским. В архиве ВИР имеется заявление И. Д., датированное сентябрем 1960 г.: «Прошу зачислить меня на должность заведующего лабораторией цитологии и анатомии». Однако в то время Жуковскому не удалось преодолеть сопротивление противников организации такой лаборатории и на новом заявлении его рукой написано: «Назначить профессора Романова старшим научным сотрудником по отделу клубнеплодов с поручением руководства Лаборатории цитологии, эмбриологии и анатомии».

Еще до приезда И. Д., в конце 1950-х годов, по инициативе Жуковского и Д. Д. Брежнева для работы по эмбриологии и цитологии в ВИР были приглашены В. А. Гуляев, А. В. Константинов и Л. И. Орёл.

Самостоятельная лаборатория цитологии и анатомии была воссоздана только в 1963 г. После войны в институте работала небольшая группа эмбриологов в составе отдела генетики. Много сил отдали восстановлению лаборатории бывшие сотрудники Г. А. Левитского — М. А. Сизова вместе с лаборантом Е. К. Дегтяревой. Дело в том, что все оборудование (микроскопы фирм Цейсс и Лейтц, термостаты, микротомы, огромные фотоаппараты, рисовальные аппараты) в начале войны было перевезено в здание института на Исаакиевской площади. Однако к 1960-м годам оно морально устарело. С приходом в ВИР И. Д. началось интенсивное переоснащение лаборатории новейшим оборудованием благодаря заведующему отделом технологической оценки зерна А. Я. Пумняскому, который мастерски наладил систему выписки и получения из-за рубежа новейшего оборудования для всех отделов института и опытных станций.

И. Д. привлек в лабораторию и научную молодежь. Обучение проходили аспиранты из разных концов СССР: Баку, Ташкента, Донецка, Мичуринска. Под его руководством прошли аспирантуру и защитили диссертации З. Муратов (эмбриология рода *Ferula*), В. А. Руми (эмбриология пустынных полыней), Л. Эрн (биология развития и эмбриология кенафа), А. Сагдуллаева (морфология пыльцы семейства злаковых), Н. А. Власова (развитие и строение семени хлопчатника), У. Убайдуллаев (экологическая анатомия пустынных эфемеров и эфемероидов). К ученикам И. Д. относят себя и его сотрудники, которые работали многие годы с ним и под его руководством — Л. И. Орёл, И. Н. Орлова, Т. Ф. Петрова и Н. С. Беляева.

Одному из авторов этих строк (Л. И. Орёл) посчастливилось проработать с И. Д. в течение всего времени его пребывания в Ленинграде. Поскольку первые 2 года рабочий стол И. Д. стоял в общей комнате, молодые научные сотрудники оказались под колоссальным влиянием его незаурядного интеллекта, увлеченности не только наукой, но и музыкой, архитектурой, живописью, литературой. Сам И. Д. испытывал необычайный подъем в связи с переездом в Ленинград, который он очень любил. Кроме того, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова работали друзья его молодости и коллеги: Е. Н. Герасимова-Навашина, П. А. Баранов, М. С. Навашин, Н. А. Чуксанова. Под их руководством трудились большие научные коллективы, проходили обучение аспиранты. В эмбриологии в целом еще продолжал ощущаться мощный толчок, вызванный открытием С. Г. Навашиным в 1898 г. двойного оплодотворения у растений. Даже тот факт, что Лаборатория цитологии и анатомии ВИР размещалась в английском особняке Б. В. Романова (увековеченном на пленке кинорежиссером И. Масленниковым в фильме о Шерлоке Холмсе), вызывало у И. Д. большое удовольствие и выливалось во вдохновенные рассказы об особенностях английской архитектуры.

Исследовательская работа И. Д. началась с выяснения особенностей развития пыльцы злаков. Именно тогда проявились оригинальность, точность и изящество его методических подходов. Традиционно эмбриологи фиксировали материал, заключали в парафин, резали на микротоме, окрашивали препараты и т. д. При работе на злаках все эти методики были отвергнуты. Была подобрана среда (раствор сахарозы) для сохранения пыльцевых зерен в живом состоянии на препарате в момент его исследования под микроскопом. Подготовка препарата занимала 2—3 мин. Живой материал, мгновенно запечатленный на пленке, позволял очень быстро определять такие важнейшие свойства пыльцы, как фертильность, стерильность, полярность и ее нарушение, передвижение клеточных органелл, процессы формирования, слияния и исчезновения вакуолей.

Фазу развития пыльников И. Д. определял мгновенно путем их помещения в воду. Всплывание пыльников свидетельствовало о наступлении фазы формирования воздушной полости в гнездах. Затем эти пыльники (живые или фиксированные) очень быстро помещались в заготовленную желатиновую капсулу, которая и закреплялась на микротоме. Обычно И. Д. резал этот материал с помощью опасной бритвы, при этом изготовление препарата занимало считанные минуты. По существу, методические разработки И. Д. лежат в основе исследований его сотрудников, которые завершились написанием монографий И. Н. Орловой по тритикале и Л. И. Орёл по цитоплазматической мужской стерильности.

В любом лабораторном деле И. Д. предпочитал ускоренные и, как правило, оригинальные подходы. В дальнейшем эта традиция разработки ускоренных методов была продолжена, и связь И. Д. с отделом цитологии и анатомии ВИР сохранялась до его последних дней.

Его принудительный уход на пенсию был довольно ранним и неожиданным. И. Д. был переведен в консультанты, проработав на этой должности до июля 1974 г.

Одновременно с эмбриологическими исследованиями продолжались работы по кариологии и анатомии. В развитии этих направлений были заинтересованы сотрудники ресурсных отделов ВИР в связи с тем, что начиная с 1960-х годов активно публиковались тома «Культурной флоры СССР». В них предусматривались соответствующие разделы. Л. И. Абрамова подготавливала материалы по кариологии, Л. Л. Жестяникова и Г. И. Москалева — по анатомии.

Исследования И. Д. были хорошо известны за рубежом. Лабораторию постоянно посещали иностранные специалисты. Так, известный индийский эмбриолог П. Магешвари (его первоклассная монография «Эмбриология покрытосеменных» была переведена на русский язык в 1954 г.) приезжал в 1965 г. специально поработать с И. Д. (рис. 1). Целую неделю он изучал препараты И. Д. и его сотрудников, вникая во все детали. В тот период работы по цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) еще только начинались, но П. Магешвари с удовлетворением отметил, что именно с эмбриологических позиций перспективно рассматривать это явление. В дальнейшем ученики и сотрудники П. Магешвари постоянно знакомились с работами по эмбриологии, посещая отдел цитологии и анатомии вплоть до его ликвидации в 1992 г.

Лабораторию посетил известный генетик Мюнцинг (рис. 2). На международных совещаниях за рубежом эмбриологи из ФРГ, Польши, Франции, Индии высоко ценили общение с И. Д. Он часто выступал с докладами на международных совещаниях. Иностранные языки — немецкий, французский и английский — И. Д. знал с детства. Вспоминается восхищение видного специалиста по пыльце Хеслоп-Харрисона, председательствующего на XII Международном ботаническом конгрессе в г. Ленинграде, который отметил, что он никогда еще не видел столь великолепно

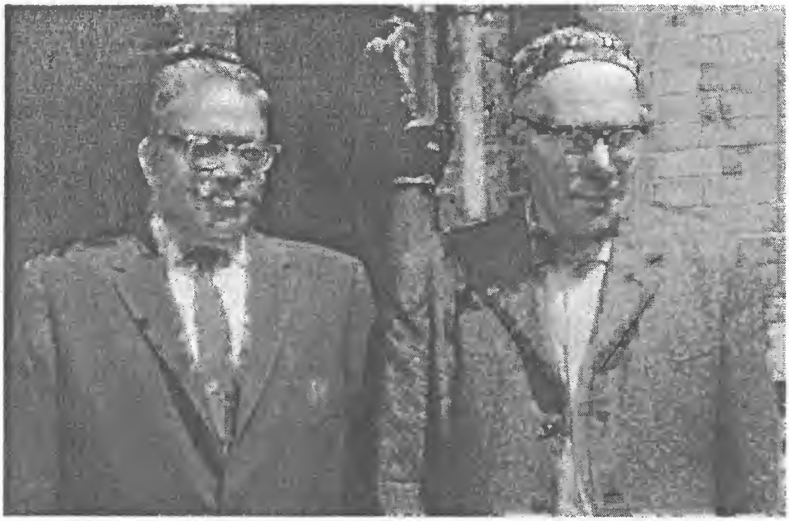

Рис. 1. Лабораторию цитологии ВИР в Пушкине в 1965 г. посетил П. Магешвари — известный индийский эмбриолог.

П. Магешвари (слева), И. Д. Романов (справа).

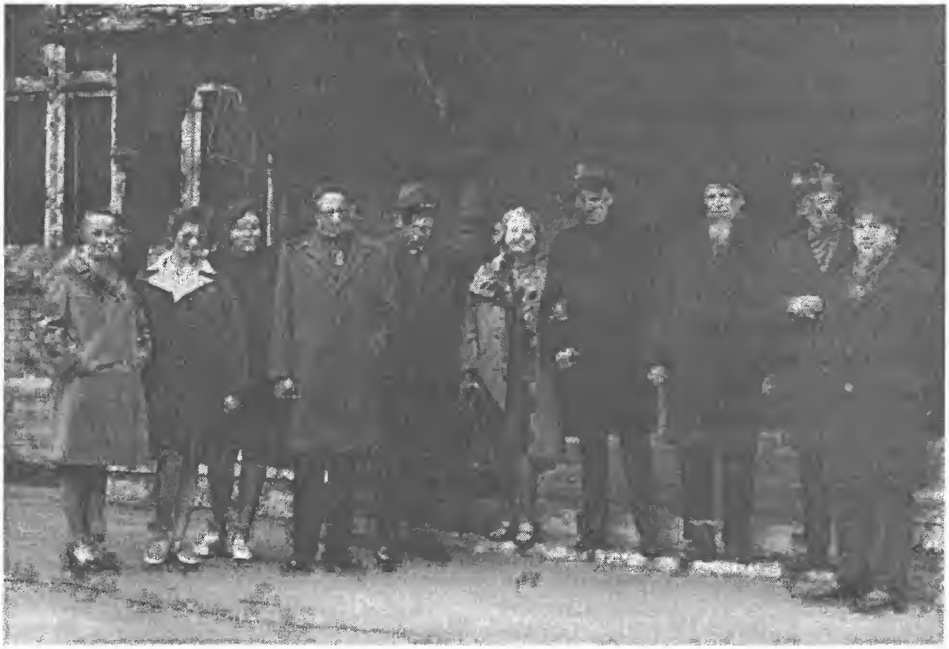

Рис. 2. Сотрудники ВИР и гости из Швеции.

Слева направо: Л. И. Орёл, И. Н. Орлова, М. Полуэктова, И. Д. Романов, Т. Я. Зарубайло, шведский генетик А. Мюнтцинг с супругой, Т. В. Боос, И. М. Суриков, Э. В. Таврин, 1971.

Рис. 3. Участники Международного совещания по репродуктивной биологии. Париж, 1970. Слева направо: Т. Ф. Петрова, И. Д. Романов, С. Н. Коробова.

выполненных диапозитивов пыльцы злаков и такой логически выдержанной работы.

В начале 1960-х годов, в первые годы работы И. Д. в ВИР, становилось очевидным, что риторика лысенковщины далека от современной генетики. Именно к И. Д. приехал писатель В. Дудинцев в период написания им романа «Белые одежды». Сотрудники лаборатории подробно знакомили писателя с методикой цитологических исследований, рассказывая о принципах работы лабораторного оборудования, приготовлении микроскопических препаратов и микрофотографий. Многие из этих сведений представлены в романе.

Эмбриология всегда составляла основу научных интересов И. Д. Однако своевременно так и не был оценен по достоинству факт наличия в пыльниках растений спорополлениновой оболочки, покрывающей тапетальную клетку со всех сторон. После обсуждения электронномикроскопических препаратов, приготовленных В. Ф. Огородниковой, эта оболочка И. Д. была названа тапетодермой по аналогии с термином спородерма. Тапетодерма и спородерма образованы спорополленином, обеспечивающим сохранность в геологических отложениях.

В. Ф. Огородникова в трудах ВИР в 1976 г. впервые опубликовала сообщение о существовании такой оболочки в клетках тапетума пыльников, покрывающей всю тапетальную клетку. Сотрудниками отдела цитологии и анатомии Е. А. Голубевой и М. А. Вишняковой было установлено существование тапетодермы у отдельных представителей *Cycadales*, *Coniferales*, *Angiospermae* (однодольные и двудольные).

Как известно, у растений с амебоидным тапетумом образуется только часть тапетодермы. По терминологии Хеслоп-Харрисона — это спорополлениновая экстратапетальная мембрана. По отношению к тапетодерме можно предполагать ее вторичность. Установлено также, что нормальный морфогенез тапетодермы и экстратапетальной мембраны в пыльниках обусловливает формирование полноценной фертильной пыльцы. Аномалии морфогенеза этих оболочек, в том числе и в результате мутаций генов (ядерных или цитоплазматических), а также при действии гаметоцитов приводят к стерильности пыльцы.

И. Д. провел детальное исследование пыльцы злаков. Им установлены специфические особенности в развитии пыльников и показано становление признака, характерного для всего сем. *Poaceae* — однослойного расположения пыльцевых зерен в пыльнике. Им подробно был описан процесс образования каллозы, начиная с мейоза и кончая более поздними фазами, когда появляются так называемые гребни, их лизис приводит к высвобождению микроспор из тетрад и расположению их в один ряд по периферии гнезда пыльника по всей его длине.

Весомый вклад внес И. Д. в изучение женского гаметофита покрытосеменных. Широкие исследования и анализ литературных данных позволили ему описать новые типы и обобщить закономерности эволюции зародышевого мешка у огромного числа видов, родов и семейств покрытосеменных растений. Было показано, что нормальный (Polygonum) тип зародышевого мешка господствует в большинстве таксонов и является наиболее примитивным среди других типов зародышевых мешков. По его мнению, разнообразные типы зародышевых мешков возникают за счет нарушений клеточных делений и «выпадения» числа митозов, приводящих к формированию основных элементов зародышевого мешка. Измененные типы зародышевых мешков относительно редки и их распространение среди покрытосеменных И. Д. назвал рассеянным и спорадическим. Он считал, что в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных растений наблюдаются характерные ряды параллельной изменчивости, обнаруженные Н. И. Вавиловым. Работы Н. И. Вавилова очень привлекали И. Д., и он неоднократно выступал с обобщающими докладами по итогам работ Вавилова на научных и философских семинарах.

В работах по эволюции зародышевого мешка И. Д. детализировал цитогенетические причины, приводящие к формированию различных типов зародышевых мешков. Особенно его интересовало влияние цитоплазмы на ход деления ядра. Им были исследованы аномальные митозы и цитоплазматический градиент в клетках зародышевых мешков многих цветковых растений, а также полярность и симметрия клеток при развитии пыльцы.

Непосредственно под влиянием идей И. Д. были начаты работы по изучению женского гаметофита у возделываемых культурных растений в связи с необходимостью решения вопроса повышения семенной продуктивности. Были также разработаны ускоренные методы выделения целых зародышевых мешков люцерны, кукурузы, злаков.

Полученный материал позволил последователям и ученикам И. Д. приступить к написанию книги «Эмбриологический метод в селекции». Этой работой сотрудники отдела цитологии и анатомии предполагали подвести итог своим работам и отдать должное памяти Г. А. Левитского, который наряду с работами по кариологии и выпуском большого труда «Цитогенетический метод в селекции» способствовал развитию эмбриологии. У него работали такие известные эмбриологи, как В. А. Поддубная-Арнольди, Н. Т. Кахидзе, Я. Э. Элленгорн и др.

У одного из авторов этих строк (Л. И. Орёл) вызывает сожаление, что передача в издательский отдел ВИР подробного плана издания «Эмбриологический метод в селекции» объемом 25 печатных листов, когда отдел уже приступил к ее написанию, совпала с закрытием отдела.

И. Д. избирался в состав ученых советов Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск) и Института цитологии (Ленинград). Был членом редколлегий «Ботанического журнала» и журнала «Цитология» и активным участником многих конференций и совещаний по эмбриологии и цитологии. На XII Международном ботаническом конгрессе в г. Ленинграде (1975) был организатором подсекции «Цитология» и симпозиума «Развитие и ультраструктура пыльцы». И. Д. награжден медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». Он автор 55 научных публикаций.

Умер Иван Дмитриевич Романов 1 ноября 1980 г. в Ленинграде и похоронен на Серафимовском кладбище, рядом со своей женой — Зоей Аркадьевной Прибытковой.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ И. Д. РОМАНОВА

1936. К морфогенезу завязи хлопчатника // Вопросы цитологии, эмбриологии и анатомии хлопчатника. Ташкент: СоюзНИХИ.

Причины трудной скрещиваемости отдаленных видов хлопчатника // Краткое содержание и направления исследовательских работ ЦСС СоюзНИХИ. Ташкент: СоюзНИХИ.

Развитие зародышевого мешка в роде *Gossypium* (предварительное сообщение) // Вопросы цитологии, эмбриологии и анатомии хлопчатника. Ташкент: СоюзНИХИ.

Сравнительная эмбриология рода *Gossypium* // Краткое содержание исследовательских работ ЦСС СоюзНИХИ. Ташкент: СоюзНИХИ.

Romanoff I. D. Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea* Salisb. // Planta. Bd 25. H. 3. S. 438—459.

1937. К биологии цветения люцерны // Бюл. СоюзНИХИ. Ташкент. № 7.

Онтогенез клетки, развитие зародышевого мешка и оплодотворение у хлопчатника. Текст и рисунки // Строение и развитие хлопчатника. Атлас. М.; Л.: ОГИЗ.

Цитология хлопчатника // Справочник по хлопководству. Ташкент: СоюзНИХИ.

Эмбриологический метод в систематике высших растений // Матер. к 1-му съезду ученых Узбекистана. Ташкент.

1938. Новая форма зародышевого мешка Adoxa-типа у *Tulipa tetraphylla* и *T. ostrowskiana* // Докл. АН СССР. Т. 19. № 1—2. С. 113—115.

1939. Две новые формы зародышевого мешка в роде *Tulipa* // Докл. АН СССР. Т. 22. № 3. С. 140—142.

Изменчивость и направление эволюции зародышевого мешка в роде *Gagea*. Канд. дис. Ташкент.

1944. Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. дис. Ташкент.

1945. Эволюция зародышевого мешка в группе *Tulipeae* семейства *Liliaceae* // Бюл. САГУ. Вып. 23.

1947. Стерильность семяпочек и поведение пыльцевых трубок в завязях межвидовых гибридов хлопчатника // Изв. АН УзССР. № 1.

1952. К анатомии реликтовых растений. Анатомия листа *Tulipa regelii* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 57. № 5. С. 79—87.

1954. Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardii* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 59. № 6. С. 61—70.

Эмбриологические исследования хлопчатника. 1. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках // Тр. САГУ. Ташкент. № 53.

1955. Эмбриологические исследования хлопчатника. 2. Макроспорогенез и причины изменчивости формы тетрад макроспор // Тр. САГУ. Ташкент. № 73.

Эмбриологические исследования хлопчатника. Ереван: Изд-во Ереванского ун-та.

1957. Зародышевый мешок в роде *Tulipa* // Докл. АН СССР. Т. 115. № 5. С. 1025—1027.

1959. The embryo sac and pollen morphology in *Tulipa* // Proc. IX Int. Bot. Congr. Montreal.

1960. Параллелизм в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 217—223.

Развитие семяпочек и зародышевого мешка, рост пыльцевых трубок и оплодотворение у хлопчатника // Хлопчатник. Ташкент: Изд-во АН УзССР. Т. 3. Гл. 13.

1961. Изменение морфологических и анатомических коэффициентов листьев кенафа в онтогенезе растения // Морфогенез растений. М.: МГУ. Т. 2. (Совместно с М. Г. Пахомовой).

Происхождение особой структуры ядер эндосперма у *Gagea* // Докл. АН СССР. Т. 141. № 4. С. 984—986.

Темпы развития зародышевого мешка у хлопчатника // Узбекский биол. журн. № 1. (Совместно с Н. А. Власовой).

1963. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. 1. Виды рода *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum* // Цитология. Т. 5. № 6. С. 623—629.

1964. Anomalous mitiosis in the embryo sac of some *Lilioideae* // Proc. 10th Int. Bot. Congr., Edinburgh.

1965. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. 2. Виды *Tulipa* // Цитология. Т. 7. № 1. С. 23—32.

Морфология пыльцы видов картофеля // Тр. прикл. бот. ген. и селекц. Т. 37. № 3.

Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка Fritillaria-типа // Бот. журн. Т. 50. № 9. С. 1267—1287.

Эмбриологические исследования и систематика // Проблемы современной ботаники. М.; Л.

1966. Специфические особенности развития пыльцы злаков // Докл. АН СССР. Т. 169. № 2. С. 456.

1968. Женский гаметофит покрытосеменных растений // Матер. Всесоюз. симпоз. эмбр. раст. Киев: Наукова думка.

Исследования по цитологии // Тр. по прикл. бот. ген. и селекц. Т. 39. Вып. 2.

1969. Исследования по цитологии // Тр. по прикл. бот. ген. и селекц. Т. 41. Вып. 1.

1970. Движение ядер при развитии зародышевого мешка у *Solanum virgaltorum* (Bitt.) Card. et Hawkes // Бот. журн. Т. 55. № 11. С. 1563—1569.

Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований // Генетика. Т. 6. № 10. С. 11—25.

Развитие пыльцы пшеницы по наблюдениям на живом материале // Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова. Т. 15.

1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка.

Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale* // Генетика. Т. 7. № 12. С. 5—13. (Совместно с И. Н.Орловой)

Certain peculiarities of pollen development in *Gramineae* and their importance for taxonomic and genetic problems. The USSR Min. Agric., Dep. sci. tech. coop. with foreigh countries Moscow.

Développement du gamétophyte male chez le froment (*Triticum aestivum* L.) d'ápres les observations *in vivo* // Ann. Univ. ARERS, Reims. T. 9. N 1. P. 188—194.

1972. Зародышевый мешок. БСЭ. Изд. 3-е. Т. 9. С. 374.

1973. Механизм прикрепления пыльцевых зерен злаков к стенке гнезд пыльников // Тр. по прикл. бот., ген., селекц. Т. 50. (Совместно с С. Р. Грабовской).

1975. Цитогенетические исследования гексаплоидных тритикале // Triticale. Изучение и селекция. (Совместно с И. Н. Орловой).

1980. Цитология эндосперма цветковых растений. Киев; Донецк: Вища школа. 176 с. (Совместно с И. Д. Соколовым, Н. Х. Аминовым).

1981. Зародышевый мешок. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука. Т. 1. С. 11—16.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Н. И. Бобровская, Р. И. Никулина

ПАМЯТИ ГЕНРИ ГРИГОРЬЕВИЧА ЛЕВИНА (1915—2005)

N. I. BOBROVSKAYA, R. I. NIKULINA.
IN MEMORIAM: HENRY GRIGORIEVICH LEVIN (1915—2005)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 19.10.2005

19 сентября 2005 г. накануне своего 90-летия скончался один из старейших сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) — Генри Григорьевич Левин. В 1960—1970-х годах он был редактором и ответственным секретарем редакции «Ботанического журнала». Благодарная память тех, кто публиковал в те годы результаты исследований в журнале, сохранилась до сих пор. В Г. Г. удивительным образом сочетались высокая культура редактирования, требовательность, искренний интерес и уважение к автору и авторскому тексту с поразительной доброжелательностью.

Жизненный путь его был непрост. Г. Г. родился 26 сентября 1915 г. в Москве, в 1920 г. семья переехала в Ленинград. Его отец работал проректором Педагогического института им. А. И. Герцена, а мать преподавала там историю педагогики. Г. Г. Левин сразу после окончания школы поступил на биологический факультет Ленинградского государственного университета, закончил его в 1938 г., специализируясь в области физиологии растений. До лета 1941 г. учился в аспирантуре ЛГУ. В армию из-за болезни был призван лишь осенью 1942 г., а в этот короткий промежуток работал заведующим лабораторией Бийского пивоваренного завода. Сначала он служил в химроте г. Бийска, а в 1943 г. — в чине младшего сержанта химинструктором 287-го отдельного мотострелкового полка. Участвовал в боях на различных фронтах Отечественной войны — на Украине, в Прибалтике и в Германии, был награжден медалями, в том числе «За боевые заслуги» и «За взятие Кенигсберга». Демобилизован Г. Г. был в ноябре 1945 г. После демобилизации закончил аспирантуру и защитил в 1947 г. кандидатскую диссертацию.

В 1948 г. семью Г. Г. высылают в Ульяновскую обл., а затем в Казахстан. Вероятно, вспомнили, что сестра его матери была замужем за Г. Е. Зиновьевым. С 1949 по 1951 г. Г. Г. преподает дарвинизм и биологию в Ульяновском пединституте, проводит семинарские и практические занятия. Осенью 1951 г. переходит на работу в Алма-Атинский пединститут, где в должности доцента читает курсы дарвинизма, физиологии, морфологии и анатомии растений, ведет практические занятия. Семья неоднократно делает попытки вернуться в Ленинград и в конце концов обращается за помощью к К. Е. Ворошилову, с которым его отец был хорошо знаком и даже дружен еще по большевистскому подполью. И вот уже с осени 1954 г. Г. Г. — преподаватель сначала в школе рабочей молодежи Ленинграда, затем в одной из средних школ города. С 1956 по конец 1959 г. он в Москве и работает младшим научным сотрудником института леса АН СССР.

В 1960 г. Г. Г. Левин поступает на должность младшего научного сотрудника в Лабораторию морфологии и анатомии растений Отдела эволюционной морфологии БИН. Сначала его публикации были посвящены критическому обзору исследований по индивидуальной изменчивости и жизненным циклам растений. В течение ряда лет он работал над проблемой, связанной с возрастными изменениями у растений. Им рассматривались вопросы возрастных структурных и физиологических изменений, факторов, влияющих на эти изменения, стадийность развития, проблемы обратимости развития и т. д. В дальнейшем его работы касались соотношения внешних и внутренних факторов старения и смерти растений различных жизненных форм, определения различных уровней старения и смерти у растений. Позднее, даже уйдя на пенсию (чаще всего в домашних условиях), Г. Г. продолжал изучать влияние на старение и изменения окраски листьев дефицита света и влаги, а также переизбытка влаги. В самые последние годы он пытался подвести итоги исследований, огорчался, что не сумеет это завершить и мечтал передать кому-нибудь для работы свой архив.

С самого начала своей деятельности в БИН Г. Г. Левин работает в «Ботаническом журнале» в качестве ответственного секретаря редколлегии и осуществляет научную и литературную редакцию подавляющего большинства статей. В 1968 г. им была начата работа по подготовке из числа молодых сотрудников БИН редакторского актива, способного, по его мнению, в случае необходимости готовить к изданию статьи по основным разделам журнала (флористика и систематика, палеоботаника, геоботаника, физиология, эмбриология и т. д.) и обеспечить его бесперебойную работу в любых условиях. Он, вообще, считал весьма желательным привлекать к редактированию специалистов самых различных профилей. Общение с ним не прошло даром и все мы с благодарностью вспоминаем его уроки.

Мы скорбим о смерти Генри Григорьевича и всегда будем помнить его поразительную скромность и добросовестность, уважение к науке и научному слову, бескомпромиссность и деликатность и удивительную доброжелательность к людям.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 502.11 : 582 (470.3 + 470.5)

© Л. В. Бардунов, С. Г. Казановский

М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова «Флора мхов средней части европейской России». Москва: KMK Scientific Press LTD. Т. 1. 2003. 608 с. Т. 2. 2004. С. 609—960

L. V. BARDUNOV, S. G. KAZANOVSKY. *M. S. IGNATOV, E. A. IGNATOVA.*
«MOSS FLORA OF THE MIDDLE EUROPEAN RUSSIA».
MOSCOW: KMK SCIENTIFIC PRESS LTD. VOL. 1. 2003. 608 P. VOL. 2. 2004. P. 609—960

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132
Факс (3952) 510754
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru; kazan@sifibr.irk.ru
Поступила 29.08.2005

Бриологические исследования в России в последние десятилетия были достаточно напряженными, масштабными и, как следствие, результативными. Одним из наиболее весомых результатов их явилась публикация двухтомной «Флоры мхов Средней части Европейской России» М. С. Игнатова и Е. А. Игнатовой (2003, 2004).

Территория «Флоры» охватывает огромный регион, включающий бóльшую часть Европейской России от западной границы Российской Федерации до Урала, на севере — до 64° с. ш., на юге — 44° с. ш.

На этой территории, по подсчетам авторов, зафиксировано 548 видов и 13 разновидностей листостебельных мхов. Приведенное во «Флоре» количество видов мхов составляет примерно 40 % известных в России. Еще недавно все листостебельные мхи составляли один класс с тремя подклассами. Сегодня это три самостоятельных класса — *Bryopsida*, *Andreaeaopsida*, *Sphagnopsida*. Все они представлены на рассматриваемой территории. Преобладают представители класса *Bryopsida*.

Заслуга авторов — в мобилизации, суммировании громадного, хранящегося в нескольких гербариях в разных городах, нередко труднодоступного и противоречивого, подчас и забытого материала и в критическом его пересмотре на современном уровне.

Обобщений подобного масштаба в отечественной бриологической литературе еще не было.

Работа распадается на два разных по объему раздела — общую часть и систематическую (правда, названий таких в работе нет). Общая часть содержит ключи для определения родов (главным образом, отчасти также семейств и видов) по признакам гаметофита и спорофита и, отдельно, ключи для определения только по признакам гаметофита. В ней же имеются политомические ключи для определения семейств, характеристика принятой в работе системы мохообразных, методика сбора и определения бриофитов, развернутый морфолого-анатомический очерк листостебельных мхов.

В систематической части приводятся ключи для определения семейств, родов и видов и описания всех видов, основанные практически целиком на изученных авторами образцах. Весь текст подготовлен М. С. Игнатовым и Е. А. Игнатовой, иллюстрации — Е. А. Игнатовой. Исключение составляет только сем. *Bryaceae*. Здесь текстовой и иллюстративный материал подготовлен В. И. Золотовым.

Основное впечатление от знакомства с «Флорой» — фундаментальность. Впечатление это еще более усиливается в результате более углубленного изучения работы. Это очень обстоятельная, в полном смысле фундаментальная работа, где не упущена, кажется, ни одна мелочь, учтено, рассмотрено и оценено решительно все сколько-нибудь важное. Фундаментальность эта распространяется и на описание видов, и на характеристику их распространения и экологии, и на их критическое рассмотрение и иллюстрации.

Описания видов (именно они составляют основную часть объема работы) — оптимального объема. Авторы нашли здесь «золотую середину».

Очень ценны и очень полезны сопровождающие каждый вид указания о сходстве видов с другим или другими — не всегда с наиболее близкими в систематическом отношении, но такими, с которыми их можно спутать или хотя бы испытать затруднения при определении. Одной из первых такие замечания применила E. Nyholm в широко известной «Иллюстрированной флоре мхов Фенноскандии». В отечественной литературе до авторов рецензируемой работы никто в таких широких масштабах подобные замечания не приводил. А они очень полезны и значительно облегчают определение.

Работа выполнена на современном уровне. Учтены все новейшие материалы, включая материалы геносистематики. Последние нередко вносят заметные коррективы в сложившиеся привычные представления о систематическом положении видов, и не всегда с этими представлениями хочется расставаться. Тем более что необходимость такого расставания не всегда очевидна.

Работа превосходно и обильно иллюстрирована оригинальными рисунками. Отражены все наиболее существенные признаки. Кроме рисунков, для многих видов из каждого семейства даны микрофотографии перистомов и спор.

Распространение видов охарактеризовано подробно, но (видимо, из соображений экономии места) практически в зашифрованном виде — аббревиатурами английских названий районов. Ими в большинстве случаев являются субъекты Российской Федерации. Усложняют картину распространения многочисленные подчеркивания, перечеркивания, звездочки, апострофы, выделения шрифта. Получилось, действительно, что-то вроде шифра, в том, по крайней мере, смысле, что прочесть (понять!) все это без ключа невозможно. Ключом служит список аббревиатур и пояснения к нему. Помещены они на разных страницах. Это не всегда удобно, хотя и компактно. Карты распространения, получившие в последнее время широкое использование во «Флорах», на наш взгляд, гораздо предпочтительнее. Но они занимают много места. И все же выбор авторов нам не кажется удачным. Полагаем, что распространение видов можно было бы охарактеризовать более обобщенно, оперируя меньшим числом районов, особенно учитывая крайне неравномерную степень их бриологической изученности.

В связи с широкими ареалами большого числа видов мхов (да и вообще мохообразных) рассматриваемая «Флора» может с успехом использоваться в качестве руководства для определения и далеко за пределами той территории, которой она посвящена и на которую рассчитана. Например, далеко к востоку от Урала, и даже к востоку от Енисея, в Восточной Сибири, произрастает более 80 % видов, приведенных во «Флоре», и составляют они в здешней (восточносибирской) флоре мхов не такую уж малую часть — 60 %. Благодаря такой особенности географии мхов (вообще мохообразных) значение любой региональной «Флоры» как руководства для определения всегда гораздо больше, чем «Флоры» сосудистых растений той же территории.

Это блестящая работа, и мы не сомневаемся, что она в сильнейшей степени будет стимулировать бриологические исследования во всей России. И именно в этом и прежде всего в этом ее значение.

УДК 019.941 : 002.01 : 58

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 5

© Б. М. Миркин

(*Рецензия*). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). — СПб., 2003. 424 с. + 38 цв. вкл.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). BOTANICAL GEOGRAPHY OF KAZAKHSTAN AND MIDDLE ASIA (DESERT REGION). ST. PETERSBURG, 2003. 424 P. + 38 COLOUR INSERTS

Башкирский государственный университет
450054 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: geobot@bashnet.ru

Поступила 16.05.2005

В Отделе геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) во второй половине XX столетия наиболее активно развивались два научных направления — изучение растительности аридных территорий и геоботаническая картография. Эти направления были «двумя сторонами одной медали», так как их возглавлял один научный лидер — академик Е. М. Лавренко. Вокруг этого классика отечественной геоботаники сформировался высокопрофессиональный коллектив эрудированных и увлеченных исследователей. Роль «первой скрипки» в этом коллективе играла Е. И. Рачковская.

Политические реформы, прошедшие на территории бывшего СССР, сделали большую часть аридных территорий достоянием новых государств — Казахстана, Узбекистана, Таджикистана, Туркменистана. Вместе с пустынями «ушла» из России и Е. И. Рачковская, которая стала сотрудницей Института ботаники и фитоинтродукции Министерства образования и науки Республики Казахстан. В Казахстане Рачковская продолжила исследования растительности пустынь и вновь продемонстрировала прекрасные организаторские способности. Во многом итогом ее деятельности явилась рецензируемая книга.

На заднем форзаце книги помещены фотографии экспедиционного лагеря геоботаников-аридников и Е. И. Рачковской на фоне сообществ пустыни Кызылкум. Дана также краткая справка об истории написания рецензируемой книги, которая «основана на оригинальных материалах большого коллектива ученых, посвятивших многие годы изучению разнообразия растительного покрова одного из интереснейших регионов Евразиатского континента». С 1976 г. этим грандиозным проектом бессменно руководила Е. И. Рачковская, для его выполнения было задействовано «более 100 лаборантов, коллекторов, водителей и авторский коллектив специалистов геоботаников, картографов из Санкт-Петербурга, Москвы, Казахстана и республик Средней Азии». В результате в 1995 г. была издана «Карта растительности Казахстана и Средней Азии» (1995), что стало возможным «благодаря настойчивости, оптимизму и неиссякаемой энергии Е. И. Рачковской».

Редакторы монографии — Е. И. Рачковская, Е. А. Волкова и В. Н. Храмцов. Издание осуществлено при поддержке Германского общества по техническому сотрудничеству (GTZ) и Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ). В «Предисловии» руководитель проекта GTZ CCD (Комитет борьбы с опустыниванием) Гюнтер Винклер пишет о том, что проект «поддерживает на мировом уровне реализацию Конвенции ООН по борьбе с опустыниванием».

Из следующего далее «Введения» (Е. И. Рачковская, В. Н. Храмцов) читатель узнает о масштабе исследованного региона, протяженность которого с севера на юг составляет 1400 км и с запада на восток — 2700 км, и об истории изучения его растительности. Пионерами изучения пустынь названы Р. И. Аболин, М. Г. Попов, А. В. Прозоровский, Л. Е. Родин, Е. П. Коровин. Монография написана на основе анализа «Карты», выполненной с использованием традиционных для советских, а теперь российских (и республик бывшего СССР) подходов.

Эти традиционные подходы были дополнены современными компьютерными технологиями составления карт, которые резко расширили возможности анализа их содержания. Особую информационную нагрузку несут 32 аналитические карты, которые позволяют «наиболее четко выявить распространение, пространственные соотношения и роль каждого компонента растительного покрова в исследуемом регионе» (с. 11). Оценка количественной представленности видов выполнена в реальной для глазомерной оценки шкале из четырех градаций — от абсолютного преобладания до единичного участия в фоновых сообществах или доминирования в небольших по площади сообществах. Кроме ученых из Российской Федерации, Казахстана и Узбекистана, в написании книги приняли участие их коллеги из Германии, изучающие процессы опустынивания в аридных регионах мира. Авторы считают свою работу выполнением «завета Е. М. Лавренко» — дать характеристику (экологическую, биологическую и географическую) основных доминантов пустынь.

Основное содержание книги объединено в 12 глав. Глава 1 — «Природные особенности» (Е. И. Рачковская), глава 2 — «Пустынная растительность» (теоретический анализ объема понятия, состава и структуры, ботанико-географических закономерностей; Е. И. Рачковская, В. Н. Храмцов). Глава 3 «Основные эколого-физиономические типы пустынь» — самая большая по объему, с разделами и подразделами, в которых обоснованы критерии выделения типов (Е. И. Рачковская) и дана характеристика формаций пустынь, объединенных в группы полынных, многолетнесолянковых (Е. И. Рачковская, В. Н. Храмцов, И. Н. Сафронова); псаммофитных, псаммофитнозлаковых, псаммофитнотерескеновых (Г. Б. Макулбекова); псаммофитнокустарниковых, саксауловых (Л. Я. Курочикна); астрагаловых, вьюнковых (Н. И. Акжигитова); малолетних, слоевищных (Е. И. Рачковская).

Растительность солончаков (В. Н. Храмцов) охарактеризована в главе 4, а растительность долин рек (Н. П. Огарь) — в главе 5. Главы 6 и 7 посвящены описанию первичных псаммофитных сукцессий на дне Аральского моря (В. Вухрер, З. В. Брекле) и проблеме опустынивания (Г. Винклер, З. В. Брекле). В главах 8 и 9 дана характеристика экстразональной растительности — предгорным пустыням (В. Н. Храмцов) и растительному покрову гор (Е. А. Волкова). В главах 10—12 обсуждаются вопросы ботанической географии пустынь: принципы и основные единицы районирования (Е. И. Рачковская, И. Н. Сафронова, Е. А. Волкова), особенности равнинных (Е. И. Рачковская, И. Н. Сафронова) и горных (Е. А. Волкова) провинций. В книге имеется краткое «Заключение». Наконец, в книге много хороших цветных фотографий, которые позволяют увидеть особенности описанных типов пустынь. Авторы фотографий — Е. А. Волкова, В. Вухрер, Л. А. Димеева, Л. Я. Курочкина, Н. П. Литвинова, Ю. К. Новожилов, Н. П. Огарь, Е. И. Рачковская, Р. Е. Садвокасов, И. Н. Сафронова, В. Н. Храмцов (его фотографий в книге особенно много).

Несомненным достоинством книги является наличие в ней полного перевода текстовой части на английский язык (переводчики Н. Д. Токмачева, И. Б. Кучеров, Р. И. Никулина, С. С. Темирбеков; редакторы перевода Е. А. Волкова, Н. Д. Токмачева). Цветные карты и фотографии, помещенные в основной части текста, имеют подписи на русском и английском языках.

В небольшом объеме книги (русского текста немногим более 200 с.) авторы изложили огромный объем информации, превратив монографию в некий концентрат описания растительности гигантского и разнообразного во флористическом и фитоценотическом отношении региона. Текст составлен и выверен тщательно, и авторы следуют принятым теоретическим положениям столь последовательно, что говорить о недостатках книги не приходится. Ее можно принять только целиком. Из технических погрешностей отметим лишь недоразумение: цветные таблицы I и II приведены в двух экземплярах!

В рецензии невозможно даже кратко рассмотреть содержание книги, и потому остановимся на тех положениях, которые показались рецензенту наиболее интересными и имеющими значение для понимания пустынного типа растительности и ботанико-географических закономерностей исследованной территории с обширным гиперпространством факторов среды, в котором «упаковано» поражающее воображение разнообразие растительных сообществ и их территориальных сочетаний.

1. Объем пустынного типа растительности. Е. И. Рачковская обосновывает преимущества широкого понимания пустынь как совокупностей многих типов растительности (при эколого-флористическом понимании растительность пустынь получила бы ранг дивизиона, т. е. объединения нескольких классов). Она подчеркивает, что все растения пустынь имеют один тип стратегии (он не назван, но очевидно, что речь идет о патиентах-ксерофитах). Стратегия реализована через широкий спектр адаптаций растений для переживания стресса засухи и засоления, что объясняет разнообразие жизненных форм пустынных растений. Подчеркивается, что все сообщества пустынь связаны единой системой динамических отношений. Авторы используют биологическое понимание яруса как объединения видов одной жизненной формы.

Нельзя не согласиться с Е. И. Рачковской в том, что разнообразие сообществ пустынь связано, в первую очередь, с вариацией эдафических условий. Сообщества сходной экологии группируются в эдафические варианты, сформированные на почвах разного механического состава: пелитофитный (на суглинистых почвах), гемипсаммофитный, гемипетрофитный, псаммофитный. В свою очередь эти варианты разделяются на подварианты по уровню засоления. Подчеркивается, что состав петрофитных сообществ зависит от химизма горных пород, а состав псаммофитных пустынь — от степени связности песчаных почв. Впрочем, несмотря на укороченность градиента количества осадков (от 70 до 150 мм в год), в составе пустынь достаточно четко выделяются три зональные полосы — северная, средняя и южная пустыни, к которым добавляются два экстразональных варианта — предгорные пустыни и пустыни межгорных котловин.

Эдафический и гидротермический градиенты формируют экологическое пространство координат, в котором рассматриваются все выделенные типы. Если амплитуда доминанта (и выделенной на его основе формации) охватывает несколько градаций по одному или двум градиентам, то при описании формации рассматриваются флористические различия сообществ, связанные с различиями климата или характера субстрата.

2. Критерии классификации. Авторы придерживаются эколого-физиономического подхода к классификации, что вполне оправдано: сообщества пустынь сравнительно маловидовые, и потому при выделении классификационных единиц большую роль играют доминанты. Как известно, при доминировании экологическая амплитуда вида сужается и наиболее четко проявляется его отношение к факторам среды, т. е. соответствие физиономии сообществ и характера экотопов. Наконец, если исключить эфемеры, то большая часть доминантов пустынных сообществ устойчива во времени. Отметим, что аналогично как критерии классификации маловидовых сообществ доминанты используются и в системе Браун-Бланке. И потому, если возникнет необходимость перевести информацию о разнообразии пустынных сообществ на «язык» эколого-флористической классификации, то это будет сделать несложно. Все выделенные единицы «крепко посажены» на «скелет» экологических факторов, которые отражаются и синтаксонами разного ранга в системе Браун-Бланке.

Широкая вариация состава растительности предгорных пустынь в зависимости от географического района сделала целесообразным при их классификации использовать 4 ботанико-географических типа и 11 географических вариантов. Типы и варианты четко различаются по флоре и спектру сообществ. При классификации растительного покрова гор, наиболее сложного по составу, авторы выделили 19 типов поясности (геосигметумов), которые отражают взаимодействие факторов высоты над уровнем моря, экспозиции и зонального климата. Типы поясности объединены в три группы: джунгаро-северотяньшанскую, среднеазиатскую и центральноазиатскую.

3. Метод классификации и форма описания результата. Авторы использовали в качестве основного «инструмента» классификации интуицию, сформировавшуюся в результате многолетнего изучения пустынь. Закономерности ассоциирования видов и их связи с условиями среды в пустынях выражены значительно ярче, чем в растительности умеренной полосы. Поэтому, чтобы выявить эти закономерности и отразить их в иерархической классификации, этого «синтеза опыта» оказалось вполне достаточно.

Следует заметить, что роль интуиции, т. е. некоего внутреннего синтеза и «озарения» велика в любой науке. В геоботанике она долгие годы была основой выделения экологических групп видов и дедуктивной классификации растительности. В последние десятилетия появились компьютерные методы автоматической классификации и многомерной ординации. Опубликованы сотни дендритов и координатных схем, показывающих взаиморасположение видов или сообществ в пространстве осей максимального варьирования. Однако опыт, накопленный в результате компьютерной обработки геоботанических данных, привел к неожиданным выводам: многомерная ординация по разрешающей способности не превышает уровня интуиции хорошего геоботаника, который видит в природе ведущие факторы среды и легко упорядочивает разнообразие сообществ в экологические ряды. Автоматическая классификация оказалась весьма грубым методом, который дает лишь самый первый предварительный вариант группирования сообществ в фитоценозы. В дальнейшем приходится доупорядочивать сообщества вручную, хотя и с использованием дисплея, но все-таки опираясь на интуицию, т. е. те качества ботаника, которые Ж. Браун-Бланке называл синтаксономическим тактом.

Авторы не приводят фитосоциологических таблиц, что связано с ограниченностью объема книги. Чтобы опубликовать хотя бы по несколько геоботанических описаний каждого из выделенных типов, потребовалось бы несколько томов. Однако виды, отобранные для текстовой характеристики типов разных уровней, хорошо раскрывают их экологию (т. е. являются либо характерными, либо дифференцирующими видами).

4. Выделение территориальных единиц (сигметумов в терминологии последователей Ж. Браун-Бланке). Теория установления территориальных единиц как основа содержания легенд карт растительности была развита в Отделе геоботаники БИН АН СССР (Грибова, Исаченко, 1972). Е. И. Рачковская и ее коллеги опирались на эту теорию. Для целей картографирования они устанавливали комплексы — закономерные неоднородности растительного покрова, «при которых сообщества различных типов или их фрагменты многократно и закономерно чередуются на генетически однородной территории» (с. 23), и серии сообществ, которые включают «группировки и фитоценозы от первоначальных (инициальных) стадий развития до сформировавшихся (климаксовых и субклимаксовых), как кратковременно, так и длительно существующих» (с. 24). Выделялись также сочетания серий (при наличии в составе растительности нескольких сукцессионных рядов) и экологические ряды, которые «представляют собой совокупность сообществ (звеньев), последовательно сменяющих друг друга по мере изменения степени засоления и увлажнения почв» (с. 26). Для отражения структуры растительности речных пойм, где сукцессионная динамика обусловлена русловыми процессами формирования фаций аллювия, авторы использовали понятие эколого-динамического ряда (по существу, это варианты серий). Для выделов мелкомасштабных карт, когда в один контур попадают два или несколько комплексов, использовано понятие «сочетание» как дополнительная территориальная единица.

Специального рассмотрения заслуживают главы, написанные немецкими исследователями. В главе 6 описаны сукцессии на новых песчаных местообитаниях пустыни Аралкум, которая образовалась в результате снижения уровня моря. Как известно, экологическая катастрофа, которая привела к гибели морской экосистемы, произошла в результате варварского вмешательства в гидрологический режим рек Амударья и Сырдарья, питающих Аральское море. Авторы рассматривают эту катастрофу как самый масштабный «эксперимент», который вызвал развитие первичных сукцессий. Они выделяют четыре серии сукцессий (которые неверно называют стадиями) продолжительностью до 40 лет: однолетних галопсаммотерофитов (*Atriplex fominii*), приморских солончаков с навеянным песчаным чехлом (*Haloxylon aphyllum* и *Nitraria schoberi*), злакового зарастания (*Stipagrostis pennata*), кустарниковых псаммофилов (*Calligonum*, *Astragalus*). Сукцессия рассматривается как сложный процесс, экзогенный на первых стадиях (в результате рассоления песков) и эндогенный на последующих (усиление конкуренции между растениями за воду). В ходе сукцессии реализуются все модели классической сукцессии в понимании Дж. Конеля и Р. Слейтера (Connel, Slatyer, 1977). Это единственная глава, в которой есть фитосоциологические таблицы. Пока выделенные фитоценоны рассмотрены как «сообщества». В дальнейшем авторы, стоящие на платформе эколого-флористической классификации, планируют определить их синтаксономическую принадлежность.

Глава 7 имеет более общий характер, в ней вновь рассматривается гибель Аральского моря, которая справедливо оценивается как крупнейшая экологическая катастрофа, вызванная человеком. Авторы говорят даже о «синдроме Аральского моря» и анализируют негативные последствия усыхания Арала для природы и человека (разнос солей со дна Арала, потеря рыбных богатств и т. д.). Цитируется отчет «Международного фонда спасения Арала».

Рассматриваются также последствия освоения целины и перевыпаса, вырубки лесов и кустарников в аридной зоне. Дана оценка международного сотрудничества в рамках деятельности Комитета борьбы с опустыниванием.

Общая оценка книги — самая высокая. В монографии подведены итоги изучения аридных пустынь в XX столетии, она на долгие годы станет фундаментом дальнейших исследований этого региона, интересного в теоретическом и важного в практическом отношении. Основные задачи дальнейших исследований сформулированы в «Заключении». Е. И. Рачковская среди прочих задач указывает на необходимость «публикации массивов конкретных геоботанических описаний, что безусловно позволит продвинуть работы по инвентаризации растительности и предоставит возможность обрабатывать эти материалы под углом зрения разных классификационных концепций» (с. 224).

Это очень трудная и важная задача, без ее решения нельзя осуществить долговременный мониторинг состояния растительности и отражаемых ею условий среды, что необходимо в период быстрого изменения климата. Эти изменения в первую очередь скажутся на биоме пустынь, который и сейчас уже находится в экстремальных гидротермических условиях.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 5)

PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Sinobaijiania C. Jeffrey et W. J. de Wilde gen. nov.	769
Sinobaijiania yunnanensis (A. M. Lu & Zhi Y. Zhang) C. Jeffrey & W. J. de Wilde comb. nov.	769
Sinobaijiania decipiens C. Jeffrey & W. J. de Wilde sp. nov.	769
Sinobaijiania taiwaniana (Hayata) C. Jeffrey & W. J. de Wilde comb. nov.	770

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 5)

Page

Kamelin R. V. Data to the analysis of the Caucasus flora. Some peculiarities in the composition of the Caucasus flora and their importance for the understanding of the history of this country 649

Dirksen V. G., Dirksen O. V. Vegetation dynamics following catastrophic eruption 7600 years BP in Kamchatka 674

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Trifonova I. S. Materials on the flora of *Bacillariophyta* of the Narva River and Narva Reservoir (North-Western Russia). 1. *Centrophyceae* 693

Yurtseva O. V., Bobrova V. K., Voylokova V. N., Troitsky A. V., Kramina T. E. Morphological variability and genetic polymorphism of *Polygonum aviculare* group (*Polygonaceae*) 697

Panchenko S. M. Vegetative reproduction peculiarities of the *Huperzia selago* (*Huperziaceae*) clones in the eastern part of the Polessie Plain 716

Kashin A. S., Dobrynicheva N. V., Kochanova I. S., Demochco Ju. A. Peculiarities of variation of seed reproduction parameters in populations of *Chondrilla juncea* and *Chondrilla graminea* (*Asteraceae*) 729

Bytotova S. V., Gureyeva I. I. Ecological and demographic analysis coenopopulations of *Oxytropis nuda* (*Fabaceae*), an endemic of insular steppers adjacent to the Yenisei 744

Zabuga V. F., Zabuga G. A. The estimation of respiratory expenses of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) trunk and skeletal roots by their radial growth 755

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Jeffrey C., de Wilde W. J. J. O. A review of the subtribe *Thladianthinae* (*Cucurbitaceae*) 766

COLLECTIONS

Fedoronchuk N. M., Shevera M. V., Krytzka L. I. Collection of types of the species of the families *Asclepiadaceae*, *Loganiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae* in the Herbarium of N. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine (KW) 777

CHROMOSOME NUMBERS

Probatova N. S., Rudyka E. G., Shatokhina A. V., Barkalov V. Yu., Krjukova M. V., Tsyrenova D. Yu. Chromosome numbers of some plant species of the Maritime Territory and the Amur River basin 785

HISTORY OF SCIENCE

Melnik V. I. Hugo Wilhelm Conventz (on the 150-years anniversary) 805

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Mikheev A. D., Orlova I. G. Dshantemir Sosrenovicz Dsybov (to the 70th birthday) . . 808

Kiknadze I. I., Orel L. I., Zakharov I. K. On the 100th anniversary of Ivan Dmitrievich Romanov (1906—1980) 817

OBITUARIES

Bobrovskaya N. I., Nikulina R. I. In memoriam: Henry Grigorievich Levin (1915—2005) 827

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Bardunov L. V., Kazanovsky S. G. *M. S. Ignatov, E. A. Ignatova.* «Moss flora of the Middle European Russia». Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Vol. 1. 2003. 608 p. Vol. 2. 2004. P. 609—960 829
Mirkin B. M. (*A review*). Botanical geography of Kazakhstan and Middle Asia (desert region). St. Petersburg, 2003. 424 p. + 38 colour inserts 831
Index of new plant names 836

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 5)

Стр.

Камелин Р. В. Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состава флоры Кавказа и их значении для понимания истории флоры этой страны . 649

Дирксен В. Г., Дирксен О. В. Динамика растительности после катастрофического извержения 7600 лет назад на Камчатке 674

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Трифонова И. С. Материалы к флоре *Bacillariophyta* реки Нарва и Нарвского водохранилища (Северо-Запад России). 1. *Centrophyceae* 693

Юрцева О. В., Боброва В. К., Войлокова В. Н., Троицкий А. В., Крамина Т. Е. Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм видов родства *Polygonum aviculare* (*Polygonaceae*) 697

Панченко С. М. Особенности вегетативного размножения клонов *Huperzia selago* (*Huperziaceae*) на Востоке Полесской низменности 716

Кашин А. С., Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Демочко Ю. А. Особенности семенного размножения в популяциях *Chondrilla juncea* и *Chondrilla graminea* (*Asteraceae*) 729

Бытотова С. В., Гуреева И. И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций эндемика островных приенисейских степей — *Oxytropis nuda* (*Fabaceae*) 744

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка дыхательных затрат ствола и скелетных корней *Pinus sylvestris* по их радиальному приросту . . . . , . 755

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Джеффри Ч., Де Вильде В. Конспект подтрибы *Thladianthinae* (*Cucurbitaceae*) 766

КОЛЛЕКЦИИ

Федорончук Н. М., Шевера М. В., Крицкая Л. И. Коллекция типов видов семейств *Asclepiadaceae*, *Loganiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae* в Гербарии института ботаники им. Н. Г. Холодного НАНУ (KW) 777

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В., Баркалов В. Ю., Крюкова М. В., Цыренова Д. Ю. Числа хромосом видов флоры Приморского края и Приамурья . 785

ИСТОРИЯ НАУКИ

Мельник В. И. Гуго Вильгельм Конвенц (к 150-летию со дня рождения) 805

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Михеев А. Д., Орлова И. Г. Джантемир Сосренович Дзыбов (к 70-летию со дня рождения) 808

Кикнадзе И. И., Орёл Л. И., Захаров И. К. К 100-летию со дня рождения Ивана Дмитриевича Романова (1906—1980) 817

ПОТЕРИ НАУКИ

Бобровская Н. И., Никулина Р. И. Памяти Генри Григорьевича Левина (1915—2005) 827

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Бардунов Л. В., Казановский С. Г. *М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова.* «Флора мхов Средней части Европейской России». Москва: КМК Scientific Press LTD. Т. 1. 2003. 608 с. Т. 2. 2004. С. 609—960 829

Миркин Б. М. (*Рецензия*). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). — СПб., 2003. 424 с. + 38 цв. вкл. 831

Указатель новых названий растений 836

ОТ РЕДАКЦИИ

Ко всем статьям, направляемым в Редакцию «Ботанического журнала», должен быть приложен заполненный автором Договор о передаче авторского права на публикацию работы в Ботаническом журнале.

Текст Договора размещен на сайте Санкт-Петербургской издательской фирмы «Наука» РАН: www.nauka.nw.ru.

Присланные без договора статьи не рассматриваются.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006–8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 5. 649—840.